

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ  
ДЛЯ ВЫСШИХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

---

**Г. В. ГУЛЯЕВ**

# **ГЕНЕТИКА**

ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ, ПЕРЕРАБОТАННОЕ  
И ДОПОЛНЕННОЕ

Допущено Главным управлением высшего и среднего сельскохозяйственного образования Министерства сельского хозяйства СССР в качестве учебника для студентов высших сельскохозяйственных учебных заведений по агрономическим специальностям



МОСКВА «КОЛОС» 1984

ББК 28.04

Г94

УДК 575(075.8)

Рецензенты: *К. Г. Тетеряченко*, профессор кафедры селекции Харьковского сельскохозяйственного института; *А. В. Вершинин*, *В. А. Соколов*, кандидаты биологических наук, сотрудники Института цитологии и генетики СО АН СССР.

**Гуляев Г. В.**

Г 94 Генетика. — 3-е изд., перераб. и доп. — М.: Колос, 1984. — 351 с., ил. — (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).

В учебнике излагаются цитологические основы наследственности, закономерности наследования при внутривидовой гибридизации, основы молекулярной генетики.

В третьем издании (второе вышло в 1977 г.) расширено изложение проблемы генетической инженерии, гибридизации соматических клеток, культуры тканей, репарации генетических повреждений, а также использование достижений генетики в селекции растений.

3803010300—019  
Г 035(01)—84 123—84

ББК 28.04

57.023

Развитие живой материи на Земле происходит в бесконечной смене поколений. Жизнь неразрывно связана с размножением организмов. В каких бы формах оно не осуществлялось, от одного поколения другому всегда передаются общие, характерные для данного вида признаки и свойства. Иными словами, потомство в той или иной степени обязательно похоже на своих родителей. Процесс воспроизведения организмами в ряду последовательных поколений сходных признаков и свойств называется *наследственностью*. Она проявляется во всем том общем, что имеется между родственными поколениями организмов. Таким образом, размножение связано с наследственностью. Уже второе поколение когда-то возникшей живой материи было похоже на первое. Часто признаки и свойства организмов при размножении воспроизводятся очень стойко: дети бывают удивительно похожи на своих родителей. Однако абсолютного сходства между ними никогда не бывает. Всегда отличаются друг от друга по каким-либо признакам и дети одних и тех же родителей.

Наследственность — это не простое воспроизведение, копирование каких-либо неизменных свойств и признаков организмов. Она всегда сопровождается их *изменчивостью*. При размножении организмов наряду с сохранением одних признаков изменяются другие. Не только воспроизводится подобное, но и возникает новое.

Наследственность и изменчивость всегда сопутствуют друг другу и проявляются в процессе размножения организмов совместно как противоречивые и в то же время неразрывно связанные между собой процессы. Размножение, следовательно, связано не только с наследственностью, но и с изменчивостью организмов.

Наука о наследственности и изменчивости организмов получила название *генетики* (от греч. *geneticos* — относящийся к происхождению).

Явления наследственности и изменчивости у растений и животных привлекали внимание и интересовали человека с незапамятных времен. В течение многих веков люди безуспешно пытались понять и объяснить эти удивительные явления живой природы, что привело к возникновению множества умозрительных гипотез наследственности. В них отдельные правильные наблюдения сопровождалось большим числом вымыслов и произвольных предположений.



Грегор Мендель (1822—1884).

Запросы сельскохозяйственно-го производства, задачи улучшения культурных растений и домашних животных, селекционная практика диктовали необходимость изучения явлений наследственности и изменчивости организмов. Этого можно было достичь лишь путем экспериментов и правильного обобщения полученных в них данных. Во второй половине XVIII — первой половине XIX столетия И. Кёльрейтер, К. Гэртнер, О. Сажрэ, Ш. Нодэн, Т. Найт провели ряд опытов по гибридизации растений, в результате которых изучение наследственности организмов в значительной степени продвинулось вперед. Но решающий шаг в этом направлении сделал чешский ученый Грегор Мендель.

В 1865 г. в обществе естествоиспытателей г. Брно (Чехословакия) Г. Мендель доложил результаты своих опытов с растительными гибридами. До него в биологии господствовала теория слитного наследования. Гибридизация сравнивалась со слиянием в пробирке двух разноокрашенных жидкостей, дающих в растворе промежуточную окраску. Считалось, что подобно этому гибриды по сравнению с родительскими формами всегда характеризуются промежуточным проявлением признака. Г. Мендель убедительно показал, что наследственность дискретна (делима), что отдельные признаки или свойства организма развиваются на основе материальных наследственных факторов, которые в процессе слияния гамет не растворяются, не исчезают и могут наследоваться независимо друг от друга. Он разработал основные принципы генетического анализа наследственности организмов, впервые применил к изучению наследственности методы математической статистики и установил основные закономерности числовых отношений расщепления гибридов при скрещивании.

Эти закономерности наследственности имели фундаментальное значение для теории и практики гибридизации растений и селекции вообще. Г. Мендель стал основоположником генетики. Своими открытиями он примерно на полстолетия опередил время. Поэтому его работы не были по достоинству оценены современниками и долгое время оставались почти неизвестными. В то же время в поисках разгадки явлений наследственности и под влиянием запросов селекции в конце XIX столетия опыты по гибридизации растений в различных странах продолжались во все возрастающих размерах. И не случайно в 1900 г. трое ученых — К. Корренс в Герма-

нии, Э. Чермак в Австрии и Г. Де-Фриз в Голландии, проводя опыты по гибридизации различных растений, независимо друг от друга получили те же результаты, что и Г. Мендель. 1900 г., когда были переоткрыты закономерности наследственности, впервые установленные Г. Менделем, считается официальной датой рождения генетики. Это название науке о наследственности и изменчивости было дано позже, в 1906 г., английским генетиком В. Бэтсоном.

Главная задача генетики — разработка методов управления наследственностью и изменчивостью для получения нужных человеку форм растений, животных и микроорганизмов и управления индивидуальным развитием организмов.

Генетика, как любая наука, имеет свои методы исследования. Основные из них следующие.

1. *Гибридологический анализ*, заключающийся в использовании системы скрещиваний для установления характера наследования признаков и генетических различий изучаемых организмов. Гибридологический анализ, дополненный после работ Г. Менделя рядом специфических методов и приемов исследования наследственности, вошел в качестве важнейшей составной части в генетический анализ — основной метод генетики.

2. *Цитологический метод* — изучение структур клеток в связи с размножением организмов и передачей наследственной информации. На основе этого метода при использовании новейших способов изучения хромосомных структур возникла новая наука — цитогенетика.

3. *Онтогенетический метод* используется для изучения действия генов и проявления их в индивидуальном развитии организмов — онтогенезе в разных условиях внешней среды.

4. *Статистический метод*, с помощью которого изучают статистические закономерности наследственности и изменчивости организмов.

Огромное влияние на развитие генетики и биологии в целом оказало учение Ч. Дарвина. Он впервые поставил биологию на научную основу, а также показал, что в основе эволюции и селекции лежит действие изменчивости, наследственности и отбора. Эти положения стали основой для последующего развития генетики. В свою очередь, генетика, установив дискретность наследственно-



Чарлз Дарвин (1809—1882).

сти и закономерности мутационной изменчивости, генетические процессы в популяциях, способствовала утверждению и дальнейшему развитию дарвиновской теории эволюции. Уже в 20—30-х годах нашего столетия был осуществлен синтез генетики и дарвинизма, и взаимное влияние этих наук стало очень плодотворным.

В истории генетики можно выделить три основных периода. Два из них, продолжавшиеся с 1900 по 1953 г., составляют эпоху классической генетики. Третий период, начавшийся после 1953 г., открыл эпоху молекулярной генетики.

*Первый период* (1900—1910 гг.) в развитии генетики связан с утверждением открытий Г. Менделя: принципа дискретности в передаче наследственного материала и метода гибридологического анализа. Многочисленные опыты по гибридизации, проведенные в первом десятилетии XX в. с разными растениями и животными, показали, что правила в наследовании признаков, установленные впервые Г. Менделем, имеют универсальный характер и применимы по отношению ко всем организмам, размножающимся половым путем. Следовательно, законы наследственности едины для всего органического мира.

В этот период закономерности наследования признаков изучают на уровне целостного организма и не связывают с какими-либо материальными структурами клетки. Передачу и распространение в поколениях наследственных факторов рассчитывают с помощью буквенных схем и формул. Важнейшее значение для последующего развития генетики имела выдвинутая в это время (1901—1903 гг.) голландским ученым Гуго Де-Фризом теория мутаций. Датский генетик В. Иогансен на основе своих опытов по изучению наследования признаков в популяциях и чистых линиях фасоли (1903 г.) разработал и ввел в генетику понятия — ген, генотип, фенотип (1909 г.).

*Второй период* (1911—1953 гг.) связан с установлением материальных основ наследственности. Еще в первое десятилетие развития генетики (1902—1907 гг.) Т. Бовери, У. Сэттон и Э. Вильсон обосновали хромосомную теорию наследственности. Было выяснено, что между поведением наследственных факторов и хромосом в процессах клеточного деления (митоз) и образованием половых клеток (мейоз), передающихся следующим поколениям, существует определенная связь. Для изучения явлений наследственности в это время стали пользоваться цитологическими методами. Произошло объединение метода генетического анализа с цитологическим методом. Так в генетике возникло цитогенетическое направление. Было установлено, что наследственные факторы находятся в клетке. Изучение наследственности поднялось на более высокий уровень.

Решающее значение для обоснования и утверждения хромосомной теории наследственности имели начавшиеся в 1910 г. исследования американского генетика Т. Моргана с плодовой мушкой дрозофилой. В работах Т. Моргана и его учеников понятие наследственного фактора (гена) получило материальное воплощение.

Хромосомная теория наследственности установила, что гены находятся в хромосомах и расположены в них в линейном порядке; они образуют столько групп сцепления, сколько пар гомологичных хромосом имеется у данного вида; гены, находящиеся в одной группе сцепления, благодаря явлению перекреста (кроссинговера) могут рекомбинироваться; величина рекомбинации — функция расстояния между генами. К началу 20-х годов у дрозофилы было обнаружено и локализовано во всех четырех группах сцепления несколько сотен генов. Установленные на плодовой мушке принципы определения местоположения генов в хромосомах были перенесены на другие животные и растительные объекты и оказались верными для всех видов организмов.

Хромосомная теория стала крупнейшим обобщением и синтезом данных, полученных путем скрещивания и изучения строения хромосом. Но мутации гена в это время представлялись как результат самопроизвольных и независимых от внешних условий изменений наследственности. Многочисленные попытки вызвать мутации под влиянием внешних воздействий на организм оказывались безрезультатными. Лишь в 1925 г. советским ученым Г. А. Надсоном и Г. С. Филиппову впервые в мире удалось получить мутации у дрожжевых грибов под воздействием лучей радия. В 1927 г. американский генетик Г. Мёллер опубликовал результаты своих работ о большом повышении частоты мутаций у дрозофилы под действием лучей Рентгена. Он же разработал методику точного количественного учета мутаций. Так была доказана изменчивость генов под влиянием внешних условий.

В 1928 г. в США Л. Стадлер получил первые рентгеномутации у ячменя и кукурузы, а в 1928—1932 гг. в СССР А. А. Сапегин и Л. Н. Делоне выявили серию хозяйственно-полезных мутантных форм пшеницы. Они предложили использовать радиационный мутагенез в качестве одного из методов создания исходного материала для селекции. Все эти работы положили начало новому направлению в науке о наследственности и изменчивости, названному впоследствии *радиационной генетикой*.

Радиационная генетика изучает влияние различных видов излучений на наследственность. Первые данные о возникновении наследственных изменений под влиянием некоторых химических соединений получили в начале 30-х годов В. В. Сахаров и М. Е. Лобашев. В середине 40-х годов в результате работ советского генетика И. А. Раппопорта и английского генетика Ш. Ауэрбах было открыто несколько классов химических соединений, вызывающих наследственные изменения, и создана теория химического мутагенеза. В дальнейшем на основе работ по экспериментальному мутагенезу в генетике возникла проблема направленного получения нужных хозяйственно-полезных наследственных изменений. Биологической основой методов направленного получения мутаций является открытый в 1920 г. Н. И. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов.

Исключительно большое методологическое значение для разработки теории гена имели экспериментальные и теоретические работы А. С. Серебровского и Н. П. Дубинина, впервые доказавших в начале 30-х годов делимость гена и обосновавших свою теорию сложного (центрового) его строения. Тем самым было преодолено одно из неправильных представлений хромосомной теории наследственности, рассматривавшей ген как последнюю, далее неделимую единицу наследственного материала. Дальнейшее развитие теории гена привело к существенному изменению сложившихся о нем представлений в хромосомной теории наследственности. Ген стали понимать как участок хромосомы, контролирующий развитие определенного признака. Он имеет определенную протяженность и состоит из отдельных в той или иной степени различающихся по функциям субъединиц, способных разделяться кроссинговером и самостоятельно мутировать.

В 20—30-х годах работами С. Райта, Дж. Холдена и Р. Фишера были заложены основы генетико-математических методов изучения процессов, происходящих в популяциях. Но решающий вклад в создание генетики популяций и эволюционной генетики внесли советский генетик С. С. Четвериков (1926 г.) и его ученики. Изучение в популяциях мутационного процесса, динамики численности особей, влияния изоляции и миграции, закономерностей действия отбора оказалось очень плодотворным. Положения и методы генетики популяций составляют основу современной генетической теории селекции.

*Третий период* в развитии генетики, начавшийся после 1953 г., связан с использованием методов и принципов исследований точных наук: химии, физики, математики, кибернетики и т. д. Стали широко применять электронную микроскопию, рентгеноструктурный анализ, скоростное центрифугирование, метод радиоактивных изотопов, чистые препараты витаминов, ферментов и аминокислот и т. д. Анализ материальных основ наследственности перешел на молекулярный уровень изучения структурной организации живой материи.

В это время существенно изменились объекты генетических исследований. Стали изучать микроорганизмы — грибы и бактерии, а также вирусы, отличающиеся быстрым размножением, что позволило получать в эксперименте в короткие сроки сотни и тысячи поколений со многими миллионами и миллиардами особей в каждом. Это резко расширило возможности генетического анализа и создало условия для решения таких задач, которые раньше казались неразрешимыми.

В 40-х годах в результате работы американских биохимиков Г. Бидла и Э. Татума с сумчатым грибом нейроспорой были выяснены химические процессы (образование ферментов), в которых гены влияют на обмен веществ и в конечном счете на формирование всех морфологических признаков и физиологических свойств живых организмов. Была выдвинута гипотеза «один ген — один фермент». Получив подтверждение в многочисленных эксперимен-



тах, она стала одной из центральных теорий молекулярной генетики.

В 1944 г. американским микробиологом-генетиком О. Эвери с сотрудниками в опытах по бактериальной трансформации были представлены убедительные доказательства того, что основным материальным носителем наследственности являются не белковые компоненты хромосом, а ее ДНК. В 1952 г. в опытах А. Херши и М. Чейз было показано, что при нападении фага на бактерию в нее внедряется только нить ДНК фага, а его белковая оболочка остается снаружи, и этого оказывается достаточным для наследственного изменения свойств бактериальной клетки.

Открытия огромной важности, углубившие хромосомную теорию наследственности, сделаны в генетике за последние 30 лет. Сущность этих открытий в основных чертах следующая: установление молекулярной структуры и функции гена, связь воспроизведения клеток со способностью к самоудвоению молекул ДНК, сведение явлений наследственности к передаче в ряду поколений способности организмов в течение всей их жизни воспроизводить сходные типы обмена веществ.

Вскоре после того, как была установлена важнейшая генетическая роль ДНК, Дж. Уотсон и Ф. Крик создали модель строения ее молекулы (1953 г.). В 1957 г. американский генетик А. Корнберг искусственно создал вирусную частицу, способную к размножению и обладающую всеми свойствами природных вирусов, а в 1958 г. в лабораторных условиях осуществил искусственный синтез ДНК. В 1961—1962 гг. М. Ниренберг, Г. Маттеи, С. Очоа и Ф. Крик расшифровали код наследственности и состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул. В 1961—1962 гг. французские микробиологи-генетики Ф. Жакоб и Ж. Моно разработали стройную общую теорию регуляции белкового синтеза и на ее основе предложили принципиальную схему механизма генетического контроля синтеза ферментов. В 1969 г. Г. Хорана осуществил синтез гена клетки дрожжевого гриба, а ученый Гарвардской медицинской школы в США Д. Бэквитс с сотрудниками выделили в чистом виде ген бета-галактозидазы из кишечной палочки. Важным событием стало открытие в 1970 г. учеными Висконсинского университета (США) фермента обратная транскриптаза, способного катализировать синтез ДНК на матрице РНК.

Развитие современной генетики характеризуется проникновением молекулярных принципов исследований во все области учения о наследственности. Широкое развитие получили исследования по таким проблемам, как искусственный синтез гена вне организма, продленный мутагенез и молекулярная природа мутаций, гибридизация соматических клеток, получение гаплоидных растений при культивировании пыльников, механизмы регуляции активности генов и действие генов в процессах индивидуального развития, молекулярные основы рекомбинаций, репараций (восстановления)



Николай Иванович Вавилов (1887—1943).

первичных повреждений генетического материала, генная инженерия, искусственный синтез нуклеиновых кислот и белков и др.

В 1974 г. ЦК КПСС и Совет Министров СССР приняли постановление «О мерах по ускорению развития молекулярной биологии и молекулярной генетики и использованию их достижений в народном хозяйстве». В принятом постановлении отмечалось, что одна из важнейших задач советской науки на современном этапе — достижение в кратчайшие сроки передового уровня развития молекулярной биологии, молекулярной генетики и других областей естествознания, непосредственно связанных с изучением физико-химических основ жизненных явлений. Это постановление успешно выполняется.

Генетика является теоретической основой селекции. Все современные методы селекции опираются на использование генетических принципов. Положения генетики о дискретной природе наследственности, учение о мутационной и модификационной изменчивости, установление закономерностей расщепления признаков, понятия доминантности и рецессивности, гомо- и гетерозиготности и другие составляют основу селекционной работы в настоящее время.

Уже в первый период своего развития генетика внесла важный вклад в теорию селекции. Выдающееся значение для разработки генетических методов селекции растений имели работы Н. И. Вавилова и И. В. Мичурина.

Н. И. Вавилов открыл закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, создал учение о мировых центрах происхождения культурных растений и заложил генетико-селекционные основы учения об иммунитете растений к болезням и вредителям.

И. В. Мичурин первым среди биологов выдвинул положение о возможности управления процессом создания форм и сортов с нужными человеку признаками и свойствами. Обосновав теоретически это положение, он вывел большое количество сортов плодово-ягодных растений. И. В. Мичурин разработал теорию отдаленной гибридизации и учение об управлении доминированием для формирования признаков и свойств многолетних растений в процессе онтогенеза.

Все успехи селекции связаны с использованием классических методов генетики и положений эволюционного учения Ч. Дарвина.

Генетика обосновала применение методов индивидуального отбора и разработала теорию скрещиваний. Все большее значение в селекции приобретают цитогенетические методы, дающие новые возможности для генетического анализа естественных полиплоидов. Применением методов моносомного, трисомного анализов и замещения хромосом удается выяснить генетический эффект отдельных хромосом, взаимодействия генов и их дозовые эффекты.

Благодаря использованию генетических закономерностей выдающихся результатов добились селекционеры А. П. Шехурдин, П. П. Лукьяненко, В. С. Пустовойт, сорта которых вошли в золотой фонд советской и мировой селекции. На базе разработанных генетиками методов гибридизации и отбора выведены современные сорта сельскохозяйственных растений.

Дальнейшее развитие генетики привело к разработке принципиально новых методов создания исходного материала и приемов управления наследственностью. Среди них наибольшее значение приобрели: генетически управляемый гетерозис, использование цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), экспериментальная полиплоидия и получение искусственных мутаций под влиянием радиации и химических веществ.

На основе использования гетерозиса в СССР, США и ряде других стран организовано производство гибридных семян кукурузы, благодаря чему коренным образом изменились все приемы селекции и семеноводства этой культуры. Межлинейные гетерозисные гибриды кукурузы превышают по урожайности лучшие сорта на 25—30% и являются самой высокопродуктивной зерновой культурой земного шара.

Очень высокий эффект гетерозиса оказался у гибридов сорго, подсолнечника и ряда других культур. У многих овощных растений (лук, томат, капуста и др.) гетерозисные гибриды заменяют обычные сорта.

Открытие ЦМС и генов-восстановителей фертильности имело огромное значение для всей проблемы гетерозиса в селекции растений. Создались возможности получения гибридных семян у таких культур, у которых раньше оно было невозможно. На этой основе возникла проблема создания гибридной пшеницы — основной продовольственной культуры населения земного шара.



Иван Владимирович Мичурин (1855—1935).

Использование гетерозиса оказалось эффективным у многих лесных пород, что очень важно для повышения продуктивности лесов — одной из производительных сил природы.

Важная задача генетики — разработка приемов закрепления гетерозиса. Успешное решение этой проблемы коренным образом изменило бы практическое его использование в растениеводстве и дало бы огромный экономический эффект.

В сельскохозяйственном производстве многих стран используют экспериментально полученные полиплоиды сахарной свеклы, ржи, люцерны, клевера, арбуза, мяты, турнепса, яблони, груши, шелковицы и многих других культур. Наибольшее практическое значение имеют триплоидные гибриды сахарной свеклы, превышающие обычные диплоидные сорта этой культуры по сбору сахара на 10—20%.

В ряде европейских стран все или почти все площади сахарной свеклы засевают семенами таких гибридов. В Советском Союзе районировано и проходит государственное сортоиспытание большое число триплоидных гибридов этой культуры.

Путем использования полиплоидии совместно с отдаленной гибридизацией создан первый искусственный вид хлебного злака *Triticale*. Многие 56- и 42-хромосомные формы этого растения, отличаясь большой зимостойкостью, высоким содержанием белка в зерне и групповым иммунитетом к наиболее опасным заболеваниям, представляют исключительно большую ценность для селекции.

Сочетание отдаленной гибридизации с полиплоидией дало возможность восстановить в эксперименте процесс видообразования некоторых культурных растений, в частности мягкой пшеницы, что создало реальные предпосылки для получения новой синтетической мягкой пшеницы, лучшей, чем природная.

Новый метод создания исходного материала в селекции растений — использование искусственного мутагенеза. Особенно широкий размах работы по экспериментальному мутагенезу в селекции растений приобрели в последние годы. Получены сотни хозяйственно-полезных форм у различных культур — неполегающие, морозостойкие, скороспелые, устойчивые к различным заболеваниям, с повышенным содержанием белка; лизиновые и триптофановые мутанты кукурузы; ценные карликовые мутантные формы пшеницы и кукурузы и т. д. На основе экспериментального мутагенеза получены и внедрены в производство в различных странах более 300 сортов сельскохозяйственных культур и несколько сортов декоративных растений. В нашей стране районированы первые мутантные сорта пшеницы, ячменя, безалкалоидного люпина, хлопчатника, фасоли. В государственном сортоиспытании находится большое число мутантных сортов различных сельскохозяйственных культур.

Исключительно важные практические результаты получены по созданию мутантных штаммов микроорганизмов — продуцентов различных антибиотиков, витаминов и аминокислот.

Использование в селекции новых генетических методов будет в дальнейшем все больше расширяться. Но было бы неправильно противопоставлять их классическим методам селекции, основанным также на использовании генетических закономерностей.

Генетика — одна из ведущих наук современной биологии, она занимает в ней ключевые позиции. События в генетике последних лет, связанные с изучением коренных свойств живого, познанием сущности жизни, выдвинули эту науку на передний край всего естествознания. Для современного состояния генетики характерны, с одной стороны, влияние на нее принципов и методов исследований точных наук, а также все возрастающая связь ее с другими биологическими науками; с другой стороны, в самой генетике идет необычайно быстрый процесс дифференциации и превращения отдельных разделов и направлений исследований в самостоятельные науки.

Так, в короткий срок наряду с общей генетикой, генетикой животных и генетикой растений возникли: цитогенетика, генетика человека, медицинская генетика, космическая генетика, генетика популяций, эволюционная генетика, биохимическая генетика, генетика микроорганизмов, генетика вирусов, генетика соматических клеток, генетика фотосинтеза, экологическая генетика, математическая генетика, генетика поведения и т. д. Многие из этих разделов генетики в настоящее время, как это было продемонстрировано на XIV Международном генетическом конгрессе, состоявшемся в 1978 г. в Москве, развиваются особенно бурно.

Генетические закономерности лежат в основе всех биологических явлений, их познание и использование дают возможность управлять индивидуальным развитием и формообразованием, создавать высокопродуктивные породы животных, сорта растений и штаммы микроорганизмов, бороться с явлениями злокачественного роста, наследственными болезнями, с генетическими последствиями загрязнения окружающей среды, производить трансплантации тканей и пересадки органов и т. д.

Использование генетических методов в селекции важнейших сельскохозяйственных культур привело к созданию высокопродуктивных сортов и гибридов интенсивного типа, обеспечив резкое увеличение производства пищевых продуктов в ряде стран, и получило название «зеленая революция». Большое значение теперь приобретает развитие исследований по частной генетике основных сельскохозяйственных культур для выяснения характера наследования хозяйственно-ценных признаков, определяющих высокую продуктивность, качество продукции, устойчивость к болезням и неблагоприятным внешним условиям.

В разработанной в соответствии с решениями XXVI съезда КПСС и одобренной майским (1982 г.) Пленумом ЦК КПСС Продовольственной программе СССР на период до 1990 года поставлена задача создать и внедрить в производство высокоурожайные сорта, устойчивые к неблагоприятным факторам среды, с вы-

соким качеством зерна, невосприимчивые к болезням и вредителям. В решении этой задачи важнейшая роль принадлежит генетическим методам селекции растений, развитию исследований по культуре клеток и тканей, геной инженерии, электрофорезу и другим методам молекулярной биологии и генетики.

Работу по разным разделам генетики и генетическим основам селекции в нашей стране ведут более 230 научно-исследовательских институтов и кафедр высших учебных заведений. Наиболее крупные центры генетических исследований: Институт общей генетики Академии наук СССР, Институт биологии развития АН СССР, Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, Институт генетики и цитологии Академии наук Белорусской ССР, Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР), Всесоюзный селекционно-генетический институт в г. Одессе и др.

---

## ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И РАЗВИТИЯ. РАЗМНОЖЕНИЕ

---

### КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Развитие учения о клетке. Все населяющие Землю живые организмы состоят из клеток: одноклеточные из одной клетки, многоклеточные — из многих клеток, число которых может достигать нескольких миллионов и даже миллиардов. Из клеток построены все ткани и органы растений и животных. С клетками связаны важнейшие проявления жизнедеятельности организмов: рост и размножение, поглощение и выделение различных веществ, дыхание и раздражимость. Растительные клетки зеленого листа поглощают из воздуха в процессе фотосинтеза углекислый газ и превращают световую энергию в энергию химических связей синтезированных органических веществ.

Клетке присущи все свойства живой материи. Поэтому ее можно назвать основной единицей структуры и функций живого, простейшей ячейкой жизни. Клетка имеет сложную биохимическую и структурную организацию, способна к самоудвоению и непрерывной самоустановке на наиболее выгодный режим работы в зависимости от меняющихся условий внешней среды.

Наука о клетке называется *цитологией* (от греч. *cytos* — клетка и *logos* — наука). Цитология относится к числу биологических наук, она изучает структуру (строение) и функции (жизнедеятельность) клетки.

История возникновения и развития цитологии неразрывно связана с изобретением микроскопа и совершенствованием техники микроскопических исследований. Английский естествоиспытатель Р. Гук, рассматривая под микроскопом пробку, обнаружил, что она состоит из отдельных замкнутых ячеек. Он назвал их клетками. Это открытие, имевшее для биологии очень важное значение, Р. Гук в 1665 г. опубликовал в своей книге «Микрография». Но потребовалось немало времени и работы многих ученых, прежде чем было доказано клеточное строение живых организмов. В 1827 г. русский ученый П. Ф. Горянинов в книге «Начальные основания ботаники» впервые изложил клеточное строение растений. В 1834 г. он четко сформулировал представление о клеточном строении живой материи. В 1838—1839 гг. немецкие ученые ботаник М. Шлейден и зоолог Т. Шванн, изучая строение тканей растений и животных, независимо друг от друга пришли к выводу, что все живые организмы состоят из клеток. В 1855 г. Р. Вирхов сформулировал

положение, согласно которому любая клетка происходит только от предшествующей клетки путем деления. Так была обоснована клеточная теория строения живых организмов. Она оказала огромное влияние на развитие многих биологических наук — эмбриологии, физиологии, ботаники и других. Ф. Энгельс ставил открытие клеточного строения живых существ в один ряд с такими величайшими открытиями естествознания XIX в., как закон превращения и сохранения энергии и эволюционное учение Ч. Дарвина.

Открытие клеточного строения организмов указывало на единство происхождения жизни на Земле.

За 130-летний период развития цитология, используя световой микроскоп, установила основные составные части клетки и выяснила их значение. С помощью световой микроскопии в цитологии были сделаны важнейшие открытия. Однако на протяжении длительного периода она оставалась преимущественно наукой описательной. Качественно новый этап в изучении взаимосвязи строения и жизнедеятельности клеточных структур наступил в последние годы в связи с развитием молекулярной биологии.

*Молекулярная биология* — наука, возникшая на стыке биологии и химии. Она изучает основные проявления жизни (обмен веществ, наследственность, раздражимость) на уровне строения и взаимодействия молекул, слагающих все частицы клетки. На основе последних достижений физики, химии, математики и других точных наук молекулярная биология использует новейшие методы исследований. К ним прежде всего относятся: электронная микроскопия, центрифугирование, рентгеноструктурный анализ, метод автордиографии и др.

Микроскоп, с помощью которого Р. Гук впервые увидел клетку, давал увеличение примерно в 100—150 раз. Самый совершенный современный световой микроскоп увеличивает рассматриваемые микрообъекты примерно в 1800 раз. Наибольшее теоретически возможное увеличение, которого можно достичь в таком микроскопе, — 2500—3000 раз. Это очень большое увеличение, но для изучения мельчайших структур клетки оно оказалось недостаточным. Разрешающая способность такого микроскопа, т. е. возможность видеть две рядом расположенные точки рассматриваемого предмета, оказывается для этих целей недостаточной. Предел увеличения здесь ставит не несовершенство оптической системы, а сама волновая природа света. Любое изучение, в том числе и свет, не может давать изображение предмета, если его размеры меньше, чем длина волны этого излучения. Неоднородности рассматриваемого предмета как бы перестают замечаться. Длина волны видимого света около 0,0005 мм, или 0,5 мкм. Это и есть предел возможности оптического микроскопа, его разрешающая способность. Большие возможности для совершенствования световой микроскопии открывает использование телевизионной и лазерной техники.

Электронная микроскопия. Принципиально иной способ для изучения структуры микрообъектов используется в электронном микроскопе. Оказалось, что для создания изображения



можно использовать не только световые, но и другие волны. Волновой природой обладают, например, электроны. Если ускорить электроны в электромагнитном поле с большим напряжением, длина их волны оказывается равной около 0,000005 мкм, т. е. в 100 000 раз короче волн видимого света. С такой длиной волны можно рассматривать любые предельно мелкие клеточные структуры и даже отдельные молекулы.

Световой луч, идущий через оптическую систему обычного микроскопа, в электронном микроскопе заменяется потоком летящих с большой скоростью электронов. Электромагнитные поля, обладая вращательной симметрией, выполняют здесь роль своеобразных линз. Попадая на специальный экран, они дают свечение, которое можно наблюдать, как на экране телевизора, и фотографировать его.

Лучшие современные электронные микроскопы имеют разрешающую способность до 0,0002 мкм. Обычно в электронном микроскопе получают снимки с увеличением в 100 000 раз. Затем путем фотографирования достигают увеличения их в 1 000 000 раз и более.

Для изучения поверхностной структуры микрообъектов в настоящее время применяют сканирующие электронные микроскопы (СЭМ). Изображение в них получается путем точечной развертки при поступлении электронных сигналов в кинескоп, подобно телевизионному. Этот прибор дает трехмерное изображение непрозрачных объектов с высокой глубиной резкости и разрешением до 0,005—0,003 мкм.

С помощью электронного микроскопа удалось выявить и изучить недоступные световой микроскопии рибосомы, лизосомы, ядерную мембрану с порами, наружные и внутренние мембраны митохондрий, структуры комплекса Гольджи и другие ультраструктурные образования клетки.

Цитохимические и цитоспектрофотометрические методы исследований. Для определения местонахождения и количества различных содержащихся в клетке химических веществ применяют метод цитофотометрии. Цитофотометрия проводится в видимой и ультрафиолетовой областях спектра. Под действием ультрафиолетовых лучей клеточные структуры, окрашенные специальными красителями — флуорохромами, начинают ярко светиться различными цветами на фоне несветящихся частей препарата.

Используя спектры цитофотометра, с помощью флуоресцентного метода устанавливают не только присутствие тех или иных веществ в клетке, но и их количество. Таким образом изучают химизм клетки, отдельных ее структур и реакции обмена веществ. Цитохимическими методами в клетке определяют количество и местонахождение белков, нуклеиновых кислот, витаминов, металлов и т. д. Метод флуоресцентного анализа позволяет различать нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и определять их количество. Важное преимущество цитохимических методов — возможность

изучать клеточные структуры, не убивая клеток, т. е. прижизненно.

**Скоростное центрифугирование.** Для выделения и изучения частиц, входящих в состав цитоплазмы, применяют метод скоростного центрифугирования. Он основан на различной скорости осаждения частиц из раствора при сильном его вращении. Измельченные клетки в растворе сахарозы при температуре 0°C помещают в скоростные центрифуги, в которых достигается очень большая скорость вращения — до 40 тыс. и более оборотов в минуту. При небольших скоростях центрифугирования осаждаются, как самые тяжелые, клеточные ядра; при увеличении скорости отделяются митохондрии — частицы, которые едва заметны в световом микроскопе; при еще больших скоростях осаждаются частицы, невидимые в обычных микроскопах, — рибосомы и полисомы; при самых больших скоростях выделяются содержащиеся в цитоплазме белки и остается однородная вязкая жидкость — гиалоплазма.

Сверхскоростные центрифуги (ультрацентрифуги) дают возможность даже выделять из митохондрий частицы переноса электронов, а из хлоропластов — так называемые квантосомы — частицы, поглощающие кванты света и превращающие его энергию в энергию химических связей.

**Метод рентгеноструктурного анализа** основан на использовании явления дифракции (огибания) лучей Рентгена при прохождении их через изучаемый объект. В зависимости от того, как расположены молекулы и атомы в пространственной решетке исследуемого вещества, на фотопластинке образуются концентрические круги и дуги. Они имеют разную ширину и различное удаление друг от друга. По этим показателям с помощью электронно-вычислительной машины проводят вычисления, на основе которых устанавливают молекулярную структуру входящих в клетку веществ, размеры и пространственное расположение молекул и атомов. Метод рентгеноструктурного анализа был использован для составления схемы строения молекулы ДНК.

**Метод автордиографии** (радиоактивных изотопов), или меченых атомов, при изучении клетки используют, чтобы обнаружить местонахождение и перемещение в клетках и тканях исследуемых веществ. Метод основан на способности включенных в клетки изотопов с  $\alpha$ -,  $\beta$ - или  $\gamma$ -излучением восстанавливать бромистое серебро фотоэмульсии. В организм вводят исследуемое вещество, меченное радиоактивными изотопами ( $^3\text{H}$ ,  $^{14}\text{C}$ ,  $^{32}\text{P}$  и др.). Попавшее в клетку радиоактивное вещество испускает электроны, которые воздействуют на бромистое серебро фотоэмульсии, покрывающей содержимое клетки, в результате чего на месте его нахождения обнаруживается черный след или точка. По таким радиоактивным «следам» — автографам и узнается путь передвижения и обмена веществ. Передвижение в организме веществ, меченных радиоактивным кобальтом ( $^{60}\text{Co}$ ), обнаруживают с помощью специальных счетчиков.

Особенно ценные результаты дало объединение методов скоростного центрифугирования и автордиографии. Передвижение и

действие введенных в организм веществ оказалось возможным изучать в отдельных изолированных мельчайших частицах клетки. С помощью автордиографии был изучен цикл клеточного митоза и выяснены многие моменты синтеза белков и нуклеиновых кислот.

Новые методы физико-химических исследований сыграли большую роль в изучении клетки, существенно расширив наши представления о строении и функциях ее мельчайших структурных элементов.

**Форма** растительных и животных клеток отличается большим разнообразием. Она определяется в основном их функциями и местоположением в организме. Свободные клетки в большинстве случаев имеют шаровидную или овальную форму, например яйцеклетки. Клетки, входящие в состав различных тканей и органов растений, обычно значительно различаются по ширине и длине, часто вытянуты и имеют заостренные концы. Есть клетки, не имеющие постоянной формы, она меняется в зависимости от выполняемых в то или иное время функций. Примерами таких клеток могут служить одноклеточные организмы — амёбы, а также клетки крови — лейкоциты.

**Размеры** клеток так же разнообразны, как и их формы. Диаметр их колеблется от нескольких микрометров до нескольких сантиметров. Например, диаметр куриного яйца достигает 6 см, яйца страуса — 20—30 см. Длина нервной клетки, находящейся в спинном мозге человека, вместе с отростком, оканчивающимся в пальце руки, составляет 120—150 см. Длина клеток покрытосеменных растений колеблется от 100 до 1000 мкм. Паренхимные клетки плодов и клубней растений могут достигать 1 мм и более. Наибольшие размеры имеют клетки лубяных волокон. У льна и конопли длина волокна составляет 20—40 мм, а у хлопчатника — до 65 мм. Чаще всего клетки микроскопически мелкие, с диаметром 20—50 мкм, и видеть их можно только под микроскопом.

Общая численность клеток в организме растения или животного выражается огромными цифрами. Например, только в коре больших полушарий мозга человека содержится 14—15 миллиардов клеток, общее число клеток у человека превышает 200 миллиардов.

**Основные части клетки.** Несмотря на огромное разнообразие растительных и животных клеток, все они состоят из цитоплазмы (от греч. *cytos* — клетка и *plasma* — первичная масса) и ядра, заключенного в оболочку. Цитоплазма и ядро неразрывно связаны между собой и представляют единую целостную живую систему. Ни ядро без цитоплазмы, ни цитоплазма без ядра самостоятельно длительное время существовать не могут. Желеобразное содержимое клеток чешский физиолог Пуркинье в 1839 г. назвал протоплазмой (от греч. *protos* — первый). Первое понятие протоплазмы в основном совпадает с современным понятием цитоплазмы.

**Цитоплазма** — полужидкая коллоидная масса, состоящая из тончайших нитей, мембран и зерен. Она заполняет все пространство клетки. Цитоплазма состоит из двух слоев: внутреннего, назы-

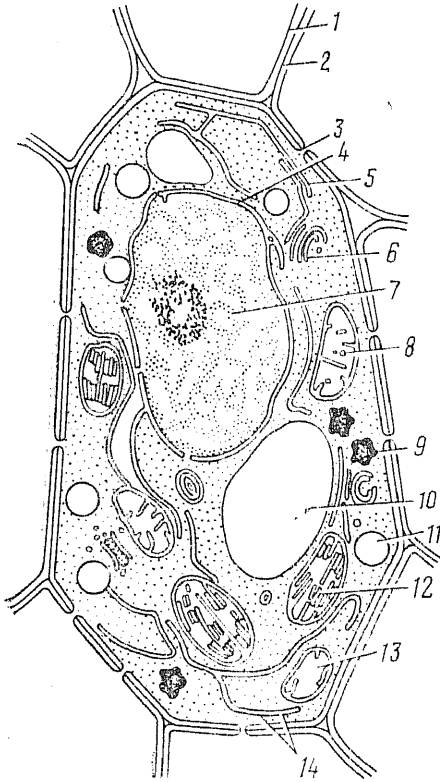


Рис. 1. Схема строения растительной клетки по данным электронной микроскопии:

1, 2 — оболочки клетки; 3 — поры; 4 — оболочка ядра; 5 — эндоплазматическая сеть; 6 — аппарат Гольджи; 7 — ядро с ядрышком; 8 — митохондрия; 9 — капля жира; 10 — вакуоль; 11 — крахмальные зерна; 12 — хлоропласт; 13 — пропластида; 14 — рибосомы.

ваемого эндоплазмы, и периферического — эктоплазмы, которая имеет значительно большую вязкость и лишена гранул.

В состав цитоплазмы входят органоиды и включения. Органоиды цитоплазмы — эндоплазматическая сеть, митохондрии, комплекс Гольджи, рибосомы и пластыды (имеются только в растительных клетках). Это дифференцированные постоянно встречающиеся структурные образования клетки, они имеют характерное строение и выполняют определенные функции (рис. 1).

Наряду с постоянными частями клетки, какими являются органоиды, в цитоплазме имеются также различные включения. Это

или запасные вещества, или продукты жизнедеятельности клетки: капли жира, гранулы белков, витамины, различные пигменты и вакуоли.

Ядро клетки обычно занимает около  $\frac{1}{5}$  ее объема. Оно отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой — мембраной. Толщина ядерной оболочки равна 0,02—0,03 мкм, но может достигать и 0,1 мкм. Она состоит из двух слоев, внутреннего сплошного и наружного пористого. По химическому составу слой мембраны представлены главным образом протеинами и липидами. Ядерная оболочка регулирует поступление веществ из ядра в цитоплазму и обратно.

В ядре содержатся ядерный сок — каролима, окрашивающаяся основными красителями, хроматин и небольшие тельца, получившие названия ядрышек.

Ядро — это центр, управляющий всеми процессами жизнедеятельности клетки. В нем сосредоточены материальные носители наследственности всех признаков и свойств организма.

Все клетки снаружи окружены *плазматической оболочкой, мембраной*, отделяющей их содержимое от внешней среды или других клеток. Толщина клеточной мембраны 0,017—0,0185 мкм, она состоит из чередующихся липидных и белковых слоев. Клеточная оболочка полупроницаема, через нее в клетки легко поступают

вода и растворенные в ней вещества и задерживаются крупные нерастворимые частицы. Это ее свойство связано со сложными процессами биосинтеза живой клетки как целого.

Растительные и животные клетки по организации очень сходны. Но между ними есть и существенные различия. В растительных клетках в отличие от животных имеются *пластиды*. Зеленые пластиды содержат пигмент хлорофилл и называются хлоропластами (от греч. *chlōgos* — зеленоватый и *пластиды*). В них под действием солнечной энергии из углекислого газа и воды осуществляется первичный синтез органических веществ, в химических связях которых накапливается значительно больше энергии, чем ее освобождается в процессе жизнедеятельности растений.

Поверх плазматической оболочки растительная клетка покрыта *твердой целлюлозной оболочкой*. Она защищает клетку и придает растительным тканям прочность. Растительные клетки цементируются между собой особым межклеточным пектиновым веществом. Оболочки животных клеток не содержат целлюлозы и пектинов, поэтому они значительно тоньше растительных.

**Комплекс цитоплазмы.** Цитоплазма занимает основную часть объема клетки. В ней расположены ядро и все органоиды. На экране электронного микроскопа цитоплазма представляется однородной зернистой массой. Она состоит из основного прозрачного вещества — гиалоплазмы (от греч. *hualos* — стекло и плазма) и взвешенных в ней мельчайших частиц — гранул.

*Гиалоплазма* — гомогенная бесструктурная прозрачная масса цитоплазмы. Она находится между дифференцированными в ней структурными компонентами — органоидами и включениями. В гиалоплазме, называемой иногда *матриксом* цитоплазмы, происходят биохимические реакции, обуславливающие жизнедеятельность клетки, а также осуществляется транспорт веществ.

По химическому составу цитоплазма очень сложна. В водной среде ее растворены минеральные вещества и находятся основные органические соединения. Они представлены двумя группами:

- 1) полупродукты синтеза и распада: аминокислоты, моносахариды, глицерин, жирные кислоты, азотистые основания и др.;
- 2) конечные продукты синтеза: белки, углеводы, липиды, нуклеиновые кислоты, аденозинтрифосфорная кислота (АТФ), биоактиваторы (ферменты, витамины, гормоны).

*Белки* цитоплазмы делятся на простые (альбумины, глобулины и гистоны) и сложные — соединения белков с углеводами — гликопротеиды, с жироподобными веществами — липопротеиды и с нуклеиновой кислотой — нуклеопротеиды.

Белки строятся из 20 аминокислот. Это аланин, глицин, изолейцин, пролин, фенилаланин, тирозин, триптофан, серин, треонин, цистеин, метионин, аргинин, гистидин, лизин, аспарагин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, глутамин, лейцин и валин. Молекула белка состоит из нескольких десятков и даже сотен аминокислот, располагающихся в полипептидной цепи в линейном порядке — последовательно одна за другой, образуя *первичную*

структуру белка. Полипептидная цепь, скручиваясь, образует так называемую  $\alpha$ -спираль, или спираль Полинга. Это вторичная структура белковой молекулы. Белки имеют также и третичную структуру, проявляющуюся в своеобразном свертывании молекулы в результате взаимодействия свободных реакционных групп аминокислот. Некоторые белки обладают и четвертичной структурой, характеризующейся способом соединения полипептидных единиц друг с другом.

Значение белков в жизнедеятельности клетки огромно. В 1938 г. голландский химик И. Мулдер назвал белки протеинами. Это слово в переводе означает первостепенно важные. Белки — основной строительный материал всех органов и тканей растений, т. е. они выполняют структурную роль. В состав клеточных органоидов входят специфические белки, определяющие свойства и функции этих структур.

Белки являются составной частью большинства биокатализаторов клетки: ферментов, витаминов и гормонов, с помощью которых в организме осуществляются многочисленные реакции обмена, в частности все реакции биосинтеза и распада в живой клетке катализируют специфические белки — ферменты. Их установлено более тысячи. Имеются ферменты, контролирующие синтез различных аминокислот и азотистых оснований, т. е. веществ, необходимых для синтеза самих белков и нуклеиновых кислот. Следовательно, важнейшая функция белков — ферментативная. Нуклеиновые кислоты воспроизводятся также с помощью соответствующих белков — полимераз.

Белки выполняют и транспортную функцию. Различные вещества в организме и внутри клетки находятся в комплексе с белками и только благодаря этому доступны соответствующим органоидам и ферментам.

Очень важная функция белков — защита организма от вредных микробов и вирусов. Ее осуществляют специфические белки — антитела. Выполнение любой мышечной работы и передвижение организма возможны благодаря тому, что отдельные молекулы белка актомиозина имеют сократительную реакцию. Все перечисленные функции белков полностью обеспечивают жизнедеятельность организмов.

*Жировые и липоидные вещества* (липиды) являются главным образом запасными веществами клетки. Они используются как источники энергии. Некоторые входят в состав ядерных и клеточных оболочек и многочисленных клеточных мембран.

*Углеводы* находятся в цитоплазме в виде легкорастворимых в воде сахаров (моно- и дисахаридов) и запасных веществ: крахмала в клетках растений и гликогена в клетках животных. Наибольшее биологическое значение из сахаров имеют моносахариды: пентозы  $C_5(H_2O)_5$  и гексозы  $C_6(H_2O)_6$ . Пентозный сахар — рибоза входит в состав рибонуклеиновой кислоты (РНК), а дезоксирибоза — в молекулу дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Одним

из основных источников внутриклеточной энергии является пентозный сахар глюкоза.

Вода входит в состав биокolloидов цитоплазмы. С ней связаны важнейшие процессы гидролиза и окисления веществ.

Цитоплазма как коллоидная система может менять свое агрегатное состояние, переходя от золя к гелю. Она растекается при повреждении оболочек, в ней можно наблюдать броуновское движение частиц.

Эндоплазматическая сеть. С помощью электронного микроскопа было установлено, что цитоплазма представляет собой развитую систему коротких и длинных, узких и широких, замкнутых и незамкнутых внутренних мембран и канальцев. На них имеются многочисленные гранулы, благодаря чему поверхность их мелкочернистая.

Эта пронизывающая всю цитоплазму система сообщающихся между собой мембран и канальцев с гранулами на наружной поверхности получила название эндоплазматической сети. Эндоплазматическая сеть связана с ядром клетки, всеми ее органоидами и оболочкой. Она представляет единую регуляторную систему клетки, через которую осуществляются все многочисленные процессы обмена веществ. Благодаря огромным поверхностям биологических мембран эндоплазматической сети в небольшом объеме клетки обеспечивается одновременное прохождение в определенной последовательности многих химических реакций.

Биологические мембраны — важнейшие регуляторные системы живых организмов. Это сложные высокоорганизованные и высокоспециализированные образования толщиной 0,007—0,01 мкм, окружающие любую живую клетку и отдельные ее органоиды. Составляют они в основном из липидов и белков. В их состав также входят полисахариды и часто нуклеиновые кислоты.

Биологические мембраны выполняют роль разделительных перегородок между отдельными отсеками клетки и служат биологическими барьерами, отделяющими содержимое клетки от внешней среды, что позволяет сохранять внутри нее требуемые условия. Через мембраны непрерывно идет транспортировка различных веществ и ионов, необходимых для жизнедеятельности клетки и ее органоидов. Биологические мембраны обладают избирательной проницаемостью для различных веществ, при этом направление и скорость их потоков строго регламентированы. В клеточных мембранах размещены высокочувствительные рецепторы, с помощью которых обеспечивается определенная реакция клетки и организма на условия внешней среды. Биологические мембраны служат своеобразными матрицами, в которых локализованы постоянно функционирующие и чрезвычайно активные биохимические системы. В них с помощью множества мембранных ферментов каждую секунду как по «поточным линиям» движутся и подвергаются химическим превращениям вещества, а также ионы и электроны. Благодаря этому мембраны являются необыкновенно эффективными биоэнер-

генетическими «машинами», преобразующими химическую энергию в электрическую, и наоборот.

Изучение структуры и функций биологических мембран позволило установить их важную роль в осуществлении ряда коренных генетических явлений и в жизнедеятельности клетки в целом.

На наружной поверхности эндоплазматических мембран расположены рибонуклеиновые гранулы — рибосомы.

**Рибосомы** (от начала слов «рибонуклеиновая кислота» и греч. soma — тело) имеют очень небольшие размеры, всего от 150 до 0,035 мкм, поэтому их можно видеть только в электронном микроскопе. Рибосомы свободно располагаются в цитоплазме или прикрепляются к наружной поверхности мембран эндоплазматической сети и ядерной оболочки. Химический состав рибосом почти у всех организмов одинаков. Они состоят наполовину из белка и наполовину из РНК.

Рибосомы — своеобразные фабрики белка. В них, как на конвейере, происходит сборка из аминокислот белковых молекул.

Синтез белка в цитоплазме клетки ведут не только отдельные рибосомы, но и группы по несколько связанных и совместно функционирующих рибосом (5—10 и более). Они получили название *полисом*. В полисоме отдельные рибосомы связаны тонкими нитями молекул РНК и расположены на расстоянии 0,005—0,015 мкм друг от друга.

Синтезируемый рибосомами белок направляется в каналы эндоплазматической сети, а оттуда — во все органоиды цитоплазмы и ядро клетки. Рибосомы «работают» очень высокопроизводительно: за один час они производят белка больше своей массы. Синтез белка в рибосомах осуществляется при участии РНК.

**Митохондрии** (от греч. mitos — нить, chondros — зерно; синоним — хондриосомы). В цитоплазме всех клеток в обычный световой микроскоп видны палочковидные, зернистые или нитчатые образования. Они способны сливаться между собой, образуя сети или кольца. Это митохондрии. Длина их 0,5—7 мкм, ширина 0,5—1 мкм. В каждой клетке в среднем содержится 2—2,5 тыс. митохондрий. В активно функционирующих клетках число их значительно больше, чем в молодых и стареющих.

Митохондрия снаружи покрыта двойной оболочкой, состоящей из наружной и внутренней мембран. Внутренность митохондрии заполнена жидким содержимым — *матриксом*. От внутренней мембраны в матрикс заходят перегородки, называемые кристами (рис. 2).

Митохондрии состоят главным образом из белка и липидов. В последнее время в них обнаружено также большое количество РНК и ДНК. Митохондрии в клетке образуются непрерывно; продолжительность их существования 5—10 дней. Считается, что они могут как образовываться вновь, так и размножаться путем деления.

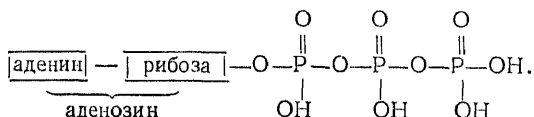
Митохондрии — своеобразные силовые станции клетки. В них накапливается энергия, необходимая для поддержания всех про-



цессов жизнедеятельности организма: роста, передвижения, осмотических процессов и т. д.

АТФ. В биохимических системах на поверхностях митохондрий при окислении питательных органических веществ — углеводов, аминокислот и некоторых жирных кислот выделяющаяся энергия превращается в энергию химических связей образующихся молекул аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Она содержится в митохондриях и некоторых других клеточных структурах.

АТФ состоит из аденина, рибозы и трех фосфатных групп:



В молекуле АТФ между кислородом и фосфором в результате фосфорилирования возникают химические связи, богатые энергией. АТФ представляет собой своеобразный биоаккумулятор энергии. При разрыве химических связей между фосфором и кислородом освобождается энергия, и АТФ переходит в более устойчивое и менее богатое энергией соединение — аденозиндифосфорную кислоту (АДФ). В результате этой гидролитической реакции, связанной с отщеплением одной молекулы фосфорной кислоты, выделяется около 8000 калорий/моль энергии. Поглощая в соответствующих условиях энергию, АДФ может снова присоединить молекулу фосфорной кислоты и превратиться в АТФ.

АТФ — единый и универсальный источник энергии для всех внутриклеточных процессов. При этом энергия в форме АТФ генерируется в удобной «расфасовке». Образовавшаяся АТФ по каналам эндоплазматической сети направляется в те части клетки, где она в данный момент требуется.

Функции энергоснабжения клетки митохондрии осуществляют с помощью многочисленных ферментов. Работа клеточных ферментов, благодаря которым одновременно протекают сотни различных химических реакций, отличается удивительной упорядоченностью. Ферменты включаются всегда в нужный момент, и последовательность реакций поэтому не нарушается.

Комплекс Гольджи представляет собой образование, впервые открытое в 1898 г. в цитоплазме клеток итальянским цитологом К. Гольджи и названное его именем. Комплекс Гольджи имеется во всех животных клетках, в последнее время он обнаружен и в клетках растений.

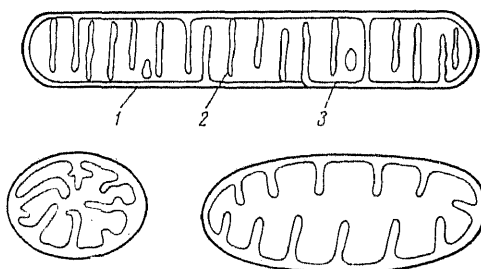


Рис. 2. Строение и внешний вид митохондрий по данным электронной микроскопии:

1 — наружная мембрана; 2 — складки, или кристы; 3 — внутренняя мембрана.

По данным электронной микроскопии, комплекс Гольджи — сложная структура, состоящая из мембран, гранул и вакуолей. Предполагается, что он непрерывно создает мембраны эндоплазматической сети. Комплекс Гольджи накапливает в себе различные отбросы жизнедеятельности клетки, секреты, попавшие извне, ядовитые вещества и избытки воды, подлежащие удалению из клетки. На основании последних данных предполагается, что это образование не только регулирует концентрацию и выделение секретов, вырабатываемых другими частями клетки, но и само вырабатывает эти вещества.

**Лизосомы** (от греч. *lisis* — растворение, *soma* — тело) — сферические частицы диаметром около 0,4 мкм, окруженные липопротеиновой мембраной. Содержат большое число кислых гидролаз, способных гидролизовать любые биополимеры — белки, нуклеиновые кислоты, липиды, полисахариды. В растительных клетках лизосомы участвуют в мобилизации путем гидролиза питательных веществ эндосперма, а также в растворении и выделении отмирающих структур во время дифференциации и деления клеток.

**Пластиды** (от греч. *plastos* — вылепленный и *eidos* — подобный) имеются во всех клетках зеленых растений. Существуют три разновидности их. Неокрашенные пластиды называются лейкопластами, окрашенные — хлоропластами и хромопластами. Все они имеют общее происхождение, и одни разновидности пластид могут превращаться в другие (например, при осеннем пожелтении листьев, позеленении клубней картофеля на свету). Размножаются почти все пластиды делением.

В лейкопластах образуются крахмал и некоторые другие вещества клетки. В хромопластах, окрашенных в желтый, красный или оранжевый цвет, накапливаются биологически важные вещества — каротиноиды. Хлоропласты являются органами первичного синтеза углеводов — фотосинтеза. Они устроены очень сложно. Это округлые или овальные тельца, ярко-зеленого цвета, размером в несколько микрометров. Внутри них находятся очень мелкие зерна — граны, окрашенные в ярко-зеленый цвет. Хлоропласты состоят из хлорофилла, белков, липидов, каротиноидов и некоторого количества РНК. Из элементов, кроме магния, входящего в молекулу хлорофилла, в них обнаружены калий, кальций, марганец и др. Главная функция хлоропластов — биосинтез глюкозы, который идет при использовании солнечной энергии.

**Прокариоты и эукариоты.** Существуют два главных типа клеточной организации, различающиеся по степени их сложности: прокариотический и эукариотический. К первому принадлежат бактерии и сине-зеленые водоросли, ко второму — животные и растения, грибы, простейшие и все виды других водорослей, кроме сине-зеленых.

**Прокариоты** (от греч. *prokaryota*), доядерные организмы, имеют клетки небольших размеров (0,5—3 мкм), они лишены ядерной мембраны, образуя так называемый «нуклеоид», и не содержат четко отграниченных мембранами органоидов. Генетическая инфор-

мация у прокариотов содержится в единственной лишенной белков-гистонов хромосоме. Эта хромосома, состоящая из замкнутой в виде кольца двойной цепи ДНК, непосредственно включена в цитоплазму, образуя с ней единый протопласт. Прокариоты не имеют митотического аппарата и ядрышек. Они отличаются огромным биохимическим разнообразием, быстрым ростом и частой сменой генераций. Это делает их очень удобным объектом для генетических экспериментов.

*Эукариоты* (от греч. eucaryota) — ядерные организмы, имеют четко отграниченное ядро, ядрышки, митохондрии, хлоропласты и другие органоиды. У них сильно развита сеть внутренних биологических мембран. Клетки эукариотов наделены рядом сложных трансформирующих энергию систем и имеют в высшей степени совершенный митотический аппарат. Хромосомы эукариотов состоят из ДНК и белков-гистонов.

**Строение ядра.** В 1831 г. английский ученый Р. Броун, рассматривая под микроскопом клетки растений из семейства Орхидные, обнаружил в них особые образования, которые он назвал ядрами. Оказалось, что ядро — это важнейший и постоянный компонент всех клеток. В 1882 г. немецкий цитолог Ф. Флеминг увидел и описал изменения, которые происходят в ядре при каждом клеточном делении. С тех пор клеточное ядро стали изучать особенно тщательно.

Ядра клеток разнообразны по форме и размерам. Форма их в большинстве случаев связана с формой клетки, но часто отличается от нее. Чаще всего ядро имеет округлую или овальную форму. По размеру клеточные ядра невелики, у большинства высших растений их диаметр не превышает 10—30 мкм.

Размеры ядер зависят от величины клеток. Для каждого типа клеток существует постоянное ядерно-плазменное отношение  $\left(\frac{Я}{П}\right)$ .

Если это отношение изменяется, то клетка или делится, или гибнет.

Ядру принадлежит ведущая роль в явлениях наследственности и регулировании всех основных процессов жизнедеятельности клетки. Оно управляет жизнью клетки и определяет все ее признаки. Если с помощью микроманипулятора из клетки удалить ядро, то прекратятся все внутриклеточные процессы, и, если его не возвратить обратно, через некоторое время клетка погибнет.

Чтобы выяснить роль ядра и цитоплазмы для жизни клетки, был проделан опыт с одноклеточной водорослью ацетабулярией (*Acetabularia mediterranea*). Эта водоросль по форме похожа на гриб. Ее единственная гигантская клетка состоит из шляпки и ножки длиной 4—6 см. Шляпка содержит только цитоплазму, а ядро находится в нижней части ножки. Шляпка при отделении ее от ножки, в которой осталось ядро, вскоре погибала, а ножка, имея ядро, продолжала жить и образовывала новую шляпку. Таким образом, часть одноклеточного растения, имевшая ядро, обладала способностью регенерировать, т. е. восстанавливать удаленную часть, а безъядерная часть клетки погибала.

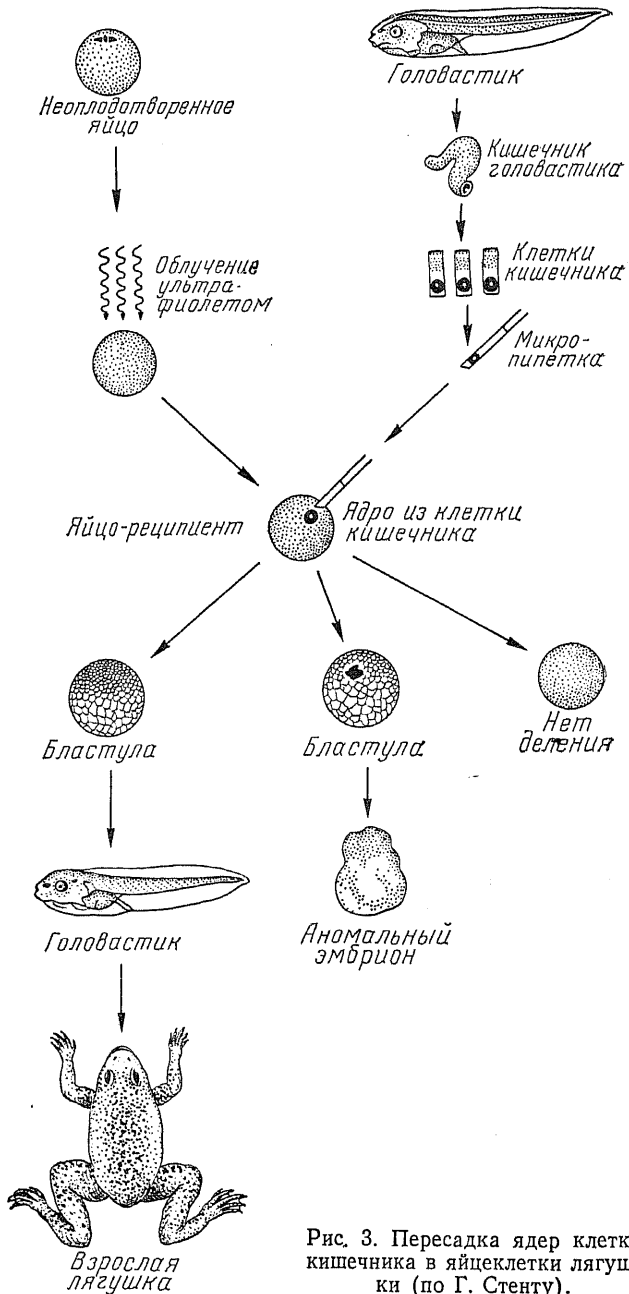


Рис. 3. Пересадка ядер клетки кишечника в яйцеклетки лягушки (по Г. Стенгу).

В опытах Б. Л. Астаурова у тутового шелкопряда убивали высокой температурой ядро яйцеклетки, а затем производили «оплодотворение». Два сперматозоида, проникшие в цитоплазму яйцеклетки с убитым ядром, сливались между собой, давая начало особям с исключительно отцовскими признаками, привнесенными только ядрами сперматозондов.

Ведущая роль ядра в жизни клетки и явлениях наследственности эффективно была недавно показана в опытах американских эмбриологов Р. Бриггса и Т. Кинга. Они пересадили клеточное ядро, взятое из клетки кишечника головастика, в икринку, из которой предварительно удалили ее собственное ядро. В результате такой трансплантации ядер из клеток дифференцированной ткани в женские половые клетки развивались нормальные головастики, а затем лягушки (рис. 3). Эти эксперименты еще раз показали, что в ядре любой клетки тела организма заложена вся программа его развития. Не цитоплазма икринки, а пересаженное в нее ядро несло программу и функции управления развитием будущей особи.

Ядро может находиться в двух состояниях: в фазе деления или в фазе покоя. Последняя получила название интерфазы (фазы между делением), или фазы покоящегося ядра. Исследования показали, что в фазе покоящегося ядра наиболее интенсивно идут многочисленные биохимические процессы, поэтому такое название очень условно.

На фиксированных и окрашенных препаратах в ядре легко различаются следующие структуры: ядерная оболочка, окружающая содержимое ядра, ядерный сок (кариолимфа), разбросанные в нем глыбки хроматина и одно-два ядрышка.

Ядрышко содержит большое количество РНК. Установлена важная роль ядрышка в синтезе рибосомной РНК и белков-гистонов. Через поры ядерной мембраны РНК проникает в рибосомы цитоплазмы, где участвует в синтезе белков. Вырабатываемые ядрышком белки-гистоны входят в состав хромосом. В начале митоза ядрышко исчезает и появляется вновь в конце телофазы. Ядерный сок и находящийся в нем хроматин (от греч. *chroma* — цвет) называется *хромоплазмой*.

Ядерный сок составляет жидкую или полужидкую часть ядра. По субмикроскопическому составу он очень сходен с основой (матриксом) цитоплазмы. При электронной микроскопии в нем также обнаруживаются тончайшие нити и гранулы.

Для химического состава ядра характерно большое количество белков. Они представлены двумя группами. Это простые белки и дезоксирибонуклеопротеиды, состоящие из равного количества дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и белков-гистонов. В небольшом количестве в состав клеточного ядра входит и рибонуклеиновая кислота (РНК).

Нуклеиновые кислоты. ДНК, а также РНК, о которой говорилось при описании рибосом, принадлежит важнейшая роль в явлениях наследственности и жизнедеятельности всех организмов. Нуклеиновые кислоты впервые были обнаружены швейцар-

ским биохимиком Мишером в 1869 г. в ядрах животных клеток, откуда они и получили свое название (от лат. nucleus — ядро). Но биологическое значение нуклеиновых кислот в полной мере было установлено лишь в последние 20—25 лет, когда удалось выяснить их сложную биохимическую природу.

Обе нуклеиновые кислоты — биологические полимеры, т. е. вещества, сложные молекулы которых состоят из более простых молекул — мономеров. ДНК и РНК различаются между собой по химическому составу, местонахождению в клетке и той биологической роли, которую они в ней выполняют.

ДНК находится главным образом в клеточном ядре, РНК входит в состав всех частей клетки, но наибольшее ее количество обнаруживается в цитоплазме. В целом же клетка со всеми ее органоидами как бы насыщена нуклеиновыми кислотами. Уже это указывает на их важнейшее биологическое значение. Вместе с белками ДНК входит в состав хромосом — важнейших компонентов ядра, с которыми материально связаны все процессы наследственности организмов.

Молекула ДНК имеет форму длинной нити, состоящей из очень большого числа отдельных единиц — нуклеотидов. В состав любого нуклеотида входят азотистые основания, сахар и фосфорная кислота. Нуклеотиды различаются между собой только составом оснований. Их четыре: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т) и цитозин (Ц). Последовательность в чередовании четырех азотистых оснований в длинной молекуле ДНК определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле.

ДНК и РНК, так же как и белки, — нерегулярные биополимеры: составляющие их нуклеотиды и аминокислоты могут следовать в молекулах друг за другом в любом порядке. В связи с тем, что структура и функции белков зависят от количества и последовательности входящих в их состав аминокислот, можно утверждать, что ДНК является тем веществом, в котором сохраняются все наследственные свойства организма, его наследственная информация. Реализация этой информации осуществляется в процессе биосинтеза специфических белков. Наследственные изменения (мутации) любых признаков и свойств организма связаны с изменением нуклеотидного состава ДНК.

**Хромосомы.** Во время деления клетки в ней видны в обычный световой микроскоп хорошо окрашивающиеся основными красителями небольшие тельца. Впервые их наблюдал в 1888 г. немецкий ученый В. Вальдейер и назвал их хромосомами (от греч. chroma — цвет и soma — тело). Длина хромосом колеблется от 0,2 до 50 мкм, а диаметр от 0,2 до 2 мкм.

Благодаря использованию метода скоростного центрифугирования удалось установить химический состав хромосом. Для этого из них выделяют хроматин. Очищенный хроматин имеет химический состав и свойства, характерные для хромосом. Химический анализ показал, что хроматин состоит из ДНК, РНК и сопутствующих им белков. Основную массу белков составляют гистоны —

белки основного характера, содержащие большое количество лизина и аргинина. Хроматин содержит и негистоновые белки. Это различные ферменты, в том числе РНК-полимераза. В очищенном хроматине различных растительных и животных клеток отношение количества белков-гистонов к количеству ДНК равно примерно 1.

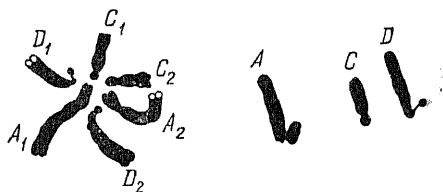


Рис. 4. Диплоидный (слева) и гаплоидный наборы хромосом одного из видов рода *Cerpis*.

Каждый вид растений и животных характеризуется определенным и постоянным числом хромосом, содержащихся во всех клетках тела организма. Это характерный видовой признак. Так, в соматических клетках мягкой пшеницы *Triticum aestivum* имеется 42 хромосомы, твердой *Triticum durum* — 28, однозернянки *Triticum monosocum* — 14.

Число хромосом не зависит от величины животного или растения и уровня их организации. У человека оно равно 46, аскариды — 2, речного рака — 116, мыши — 40, лошади — 66, лягушки — 26, кошки — 60, шимпанзе — 48, пресноводной гидры — 32, таракана — 48, дождевого червя — 36, головной вши — 12, сазана — 104, лютика обыкновенного — 12, радиолярии — 1600, голубя — 80, осла — 66, домашней собаки — 78, крупного рогатого скота — 60, папоротника — 500, плодовой мухи дрозофилы — 8.

Число хромосом во всех клетках организма двойное, диплоидное (от греч. *diploos* — двойной и *eidos* — подобный). Оно образуется от слияния двух половых клеток, в каждой из которых имеется одиночное, гаплоидное, число хромосом (рис. 4 и табл. 1).

### 1. Число хромосом у некоторых видов культурных растений

Название вида		Число хромосом	
русское	латинское	диплоидное (2n)	гаплоидное (n)
Рож культурная	<i>Secale cereale</i>	14	7
Овес посевной	<i>Avena sativa</i>	42	21
Ячмень многогранный	<i>Hordeum vulgare</i>	14	7
Кукуруза	<i>Zea mays</i>	20	10
Пшеница мягкая	<i>Triticum aestivum</i>	42	21
Пшеница твердая	<i>Triticum durum</i>	28	14
Просо обыкновенное	<i>Panicum miliaceum</i>	36	18
Гречиха культурная	<i>Fagopyrum esculentum</i>	16	8
Подсолнечник	<i>Helianthus annuus</i>	34	17
Свекла	<i>Beta vulgaris</i>	18	9
Лен-долгунец	<i>Linum usitatissimum</i>	30	15
Конопля посевная	<i>Cannabis sativa</i>	20	10
Клевер луговой	<i>Trifolium pratense</i>	14	7
Люцерна посевная	<i>Medicago sativa</i>	18(32)	9(16)
Фасоль обыкновенная	<i>Phaseolus vulgaris</i>	22	11
Горох посевной	<i>Pisum sativum</i>	14	7

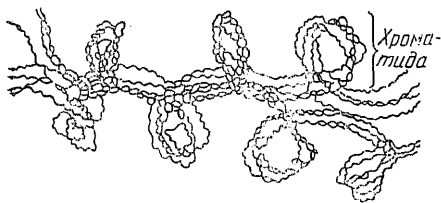


Рис. 5. Тонкое строение хромосомы, состоящей из двух хроматид и восьми хромонем.

Гаплоидный набор хромосом обозначают буквой  $n$ , диплоидный —  $2n$ .

В диплоидном наборе хромосомы представлены парами. Любой хромосоме в нем, за исключением половых, соответствует точно такая же по размеру и форме хромосома. Такие соответствующие друг другу, или парные, хромосомы называют *гомологичными* (от греч. homologos — согласный). В одном гаплоидном наборе хромосомы обычно отличаются по форме и размерам.

Размеры и форма хромосом у любого вида характеризуются большим постоянством, что дает возможность отличать их друг от друга, а в ряде случаев даже нумеровать.

Размеры и форма хромосом у любого вида характеризуются большим постоянством, что дает возможность отличать их друг от друга, а в ряде случаев даже нумеровать.

Хромосома (рис. 5) состоит из двух по внешнему виду одинаковых взаимно перевитых продольных половинок, называемых *хроматидами* (от греч. chroma — цвет и eidos — подобный). Хроматиды образованы из нуклеопротеидных нитей — *хромонем* (от греч. nema — нить), число которых в хроматиде различно. Толщина каждой из них колеблется в пределах от 0,002 до 0,02 мкм. Хромонемы, в свою очередь, состоят из более мелких субъединиц — *хромофибрилл* (от лат. fibrilla — волоконце). Хромофибриллы видимы лишь в электронном микроскопе, они представляют собой элементарные линейные субъединицы хромосом и состоят из ДНК.

Во время митоза хромонемы закручиваются в спираль (*спирализация*), а в интерфазе они, наоборот, раскручиваются (*деспирализация*). В хромонемах различаются интенсивно окрашенные зерна, или дольки, состоящие из ДНК. Они получили название *хромомер* (от греч. μέρος — часть).

Места, которыми хромосомы прикрепляются к нитям веретена во время деления ядра, называются *центромерами* (от лат. centrum — центр и греч. μέρος — часть). Это плотные сферические тельца, управляющие передвижениями хромосом во время митоза. С помощью центромер хромосомы прикрепляются к нитям акромаитического веретена. Там, где находится центромера, хромосома тоньше. Это первичная, или центрическая, перетяжка. В метафазе она выделяется как светлый участок, соответствующий месту нахождения центромеры.

Перетяжка занимает в хромосоме определенное и постоянное положение, разделяя ее на два плеча, по относительной величине которых хромосомы делят на три типа: равноплечие, неравноплечие и резконевапноплечие (рис. 6). У *равноплечих*, или *метацентрических* (от греч. meta — после и центромера), хромосом центромера зани-

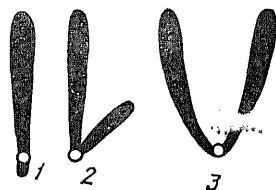
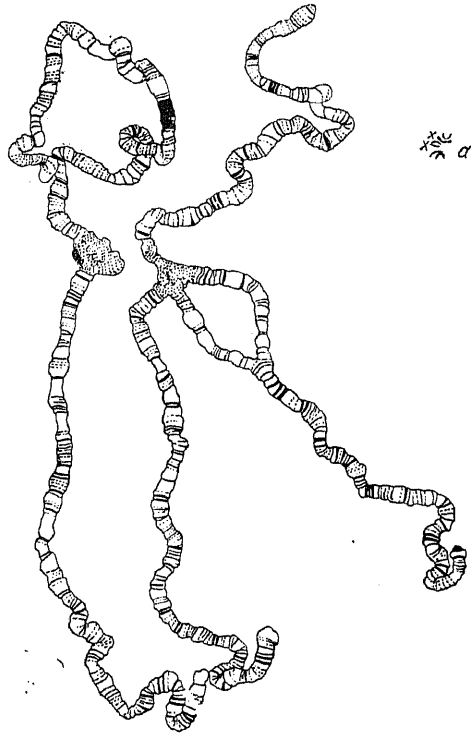


Рис. 6. Основные типы хромосом:  
1 — акроцентрический; 2 — субметацентрический; 3 — метацентрический.



Рис. 7. Гигантские хромосомы слюнных желез *Drosophila melanogaster* (а — хромосомы в клетках яичника при том же увеличении) (по Пайнтеру и Бриджесу).



мает срединное или почти срединное положение, у *неравноплечих*, или *субметацентрических* (лат. sub — под), центромера находится между концевой и срединной их частями. *Резконеравноплечие*, или *ахроцентрические* (греч. а — без и akros — кончик), — палочковидные хромосомы с центромерой, расположенной ближе к одному из концов. У них одно плечо длинное, другое короткое.

Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*. Она отделяет основную часть хромосомы от ее добавочного участка — спутника. На месте вторичной перетяжки после клеточного деления образуются ядрышко.

В слюнных железах некоторых насекомых обнаружены так называемые *гигантские хромосомы*. У *Drosophila melanogaster* они впервые были обнаружены в лаборатории Моргана его учеником Т. Пайнтером в 1933 г. Гигантские, или политенные, хромосомы по форме напоминают широкие, очень тонкие ленты, пересеченные чередующимися между собой, хорошо заметными темными и светлыми полосами (рис. 7). Темные полосы иначе называют дисками. У дрозофилы их примерно 5000. Гигантские хромосомы по длине и ширине в сотни раз превышают обычные метафазные хромосомы. Они находятся в клетках с энергичной секреторной деятельностью, где хромосомы работают особенно активно. Этим объясняются их большие размеры.

Гигантские (политенные) хромосомы образуются в результате *полиплоидии*, называемого *политенией* (от греч. poly — много — teni — тело), когда число хромосом в хромосомах увеличивается, но образующиеся хроматиды не расходятся, расщепления хромосом не происходит, и они поэтому утолщаются, становясь крупными.

У дрозофилы в результате 11 последовательных делений образуется до 1000 нитей хроматид, у комара-мотыля (*Chironomus*) степень политении еще выше, она превышает 30 000.

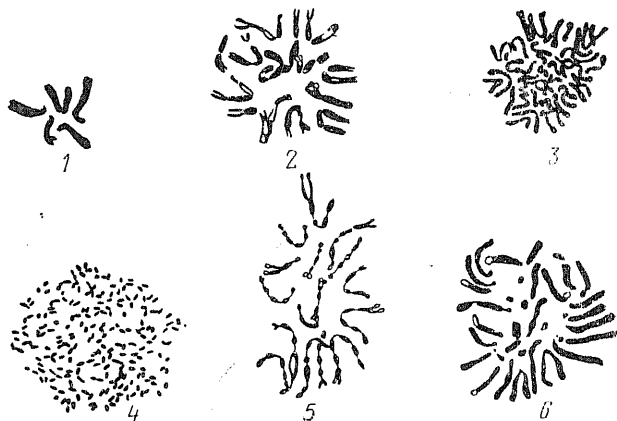


Рис. 8. Хромосомные наборы разных видов цветковых растений:

1 — скерда зеленая (*Crepis capillaris*); 2 — рожь посевная (*Secale cereale*); 3 — пшеница мягкая (*Triticum aestivum*); 4 — лилия водная (*Nymphaea gigantea*); 5 — лютик крошечный (*Ranunculus repens*); 6 — рябчик царский (*Fritillaria imperialis*).

Гигантские хромосомы используют для изучения функции генов в онтогенезе, а также для анализа мутационной изменчивости, происходящей в результате хромосомных перестроек под влиянием различных мутагенных факторов.

Каждый вид организмов имеет характерный для него набор хромосом, получивший название кариотипа (от греч. *каρυон* — ядро и *τύπος* — отпечаток, образ). *Кариотип* — совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной, формой, расположением центромер и др. Отличаясь большой специфичностью и постоянством, кариотип является очень важной видовой характеристикой организмов (рис. 8). Его определяют путем микрофотографирования, зарисовки и измерения всего набора хромосом (составление *кариограммы*). Сейчас созданы приборы, позволяющие значительно ускорить процесс картирования хромосом.

Для изучения кариотипов и идентификации гомологичных хромосом родительских форм у отдаленных гибридов и амфидиплоидов используется так называемая G-исчерченность. Она выявляется в результате дифференциального окрашивания хромосом специальным красителем Гимза. Идентификация производится по одинаковому рисунку и величине G-бэндов (англ. *band* — диск). Предполагается, что G-исчерченность связана с различной концентрацией и расположением нуклеопротеиновых фибрилл в дисках и междисковых областях хромосом.

## ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка размножается делением, которое может происходить тремя способами: путем митоза, амитоза и мейоза.

**Митоз.** В 1874 г. профессор ботаники Московского университета И. Д. Чистяков опубликовал свою работу о сложном, «непрямом»,

делении клеточного ядра у растений. В 1875 г. то же явление было описано немецким ботаником Э. Страсбургером. В 1882 г. В. Флеминг предложил не прямое деление клетки именовать митозом.

*Митоз* (от греч. *mitos* — нить; синоним — *кариокinesis*), или не прямое деление клетки, представляет собой непрерывный процесс, в результате которого происходит сначала удвоение, а затем точное равномерное распределение наследственного материала, содержащегося в хромосомах, между двумя вновь возникающими клетками.

Благодаря митозу две дочерние клетки имеют совершенно одинаковые ядра, несущие одну и ту же наследственную информацию, характерную для данного организма. В этом состоит биологическое значение митоза. Митотическое деление клетки контролируется генами. Известны гены, нормализующие и дезорганизуящие процесс митоза. У мягкой пшеницы удалось определить, в каких хромосомах находятся эти гены.

Деление клеточного ядра влечет за собой деление всей клетки. Этот процесс называется *цитокinesis*. В течение митоза ядро проходит четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу (рис. 9).

Состояние между двумя митозами называют *интерфазой* (от лат. *inter* — между), или *интеркinesis*. Все изменения, совершающиеся в клетке между двумя ее делениями, называются *митотическим*, или *клеточным*, *циклом*, т. е. это митоз и интерфаза, вместе взятые (рис. 10). У раз-

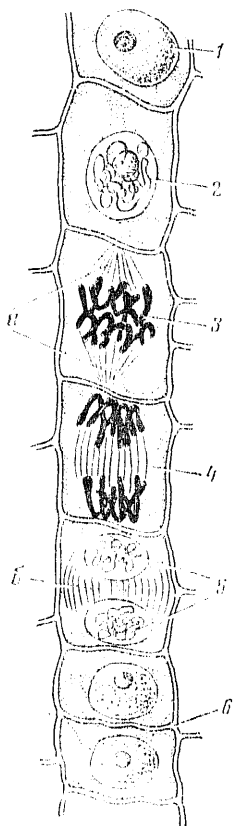


Рис. 9. Схема митоза: 1, 2 — профазы; 3 — метафаза; 4 — анафаза; 5 — телофаза; 6 — цитокinesis; а — полюса деления; б — заложение перегородки.

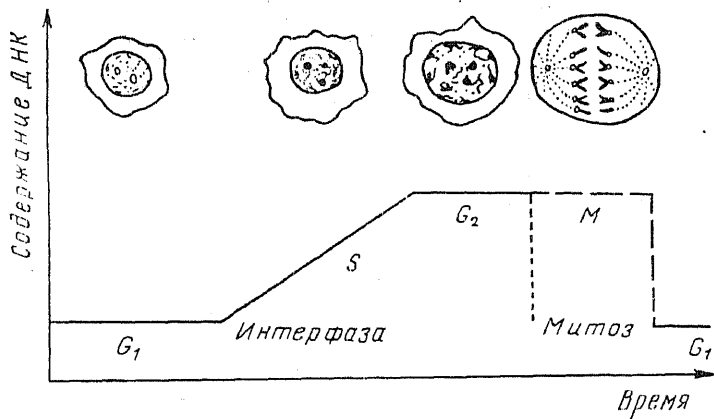


Рис. 10. Схема митотического цикла:  $G_1$  — пресинтетический период; S — период синтеза ДНК;  $G_2$  — постсинтетический период; М — митоз.

ных клеток митотические циклы имеют разную продолжительность. Большую часть времени клетки находятся в состоянии интеркинеза, и лишь сравнительно недолго продолжается митоз. В общем митотическом цикле собственно митоз занимает  $1/25$ — $1/10$  часть времени и у большинства клеток длится от 0,5 до 2 ч.

В течение интеркинеза идет подготовка к митозу. Интеркинез состоит из трех периодов:  $G_1$ ,  $S$  и  $G_2$  (от англ. gap — промежуток, интервал). Период  $G_1$  называется *пресинтетическим*; в это время синтез ДНК в клетке еще не начинается.

$S$ -период (от англ. synthesis — синтез) — период синтеза ДНК, когда ее содержание в ядре удваивается. Период  $G_2$  называется *постсинтетическим*: синтез ДНК закончился, и клетка как бы находится в состоянии ожидания импульса или толчка к делению.

Предполагается, что в основе митотического цикла лежит процесс спирализации и деспирализации хромосом.

Интересные опыты были проведены с введением в клетку меченого (радиоактивного) тимидина — вещества, которое может входить в состав одного из нуклеотидов ДНК. Оказалось, что на протяжении  $S$ -периода интеркинеза тимин легко включается в ядро. После того как количество ДНК удваивается, включение радиоактивного тимина прекращается.

В ВИР была получена кривая меченых митозов двух последовательных митотических циклов у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*). Расчеты показали, что продолжительность митотического цикла  $T$  — 10 ч, синтеза ДНК ( $S$ -периода) — 6, пресинтетического периода ( $G_1$ ) — 1, постсинтетического периода ( $G_2$ ) — 1,5, периода митоза  $M$  — 1,5 ч. Сходные данные были получены и по ячменю. У этого растения митотический цикл тоже составляет 10 ч.

У пшеницы отмечается прямая зависимость между числом хромосом и продолжительностью митотического цикла. В клетках корешков гексаплоидных пшениц он длился дольше, чем у тетраплоидных и диплоидных, а у тетраплоидных дольше, чем у диплоидных.

Толщина хромосом в интерфазе столь мала, что в световой микроскоп они не видны, удается лишь различить гранулы хроматина в узлах их скручивания. Электронный микроскоп позволяет обнаруживать хромосомы и в неделящемся ядре. В это время они очень длинны и состоят из двух нитей хроматид, диаметр каждой из которых равен всего 0,01 мкм. Следовательно, хромосомы в ядре не исчезают, а принимают форму длинных и тонких нитей, которые почти не видны.

Профаза (от лат. pro — период и греч. phasis — проявление) — первая фаза деления ядра. Во время нее внутри ядра появляются структурные элементы, имеющие вид тонких двойных нитей. В результате спирализации хромосом хромосомы уплотняются, укорачиваются и становятся отчетливо видимыми. К концу профазы хорошо заметно, что каждая хромосома состоит из двух тесно соприкасающихся друг с другом хроматид. Обе хроматиды соединяются одним общим участком — центромерой и начинают

постепенно передвигаться к клеточному экватору. В середине или конце профазы исчезают ядерная оболочка и ядрышки.

Из материала цитоплазмы и ядра в поздней профазе начинает формироваться *веретено деления*. Оно состоит из слабо окрашивающихся белковых нитей двух типов: опорных и тянущих (хромосомных). Совокупность веретена и centrosом с центриолями называют *делительным аппаратом клетки*. Опорные нити составляют основу веретена, они тянутся от одного полюса клетки к другому. Тянущие нити состоят из неокрашивающегося вещества — акроматина. Они обеспечивают в дальнейшем движение хромосом к полюсам клетки во время метафазы.

Митотический аппарат клетки очень чувствителен к внешним воздействиям. При действии радиации, химических веществ и высокой температуры веретено деления может разрушаться и возникают различные неправильности в делении клетки.

Профаза переходит в метафазу.

**Метафаза** (греч. meta — после). В это время хромосомы сильно уплотнены и приобретают определенную, характерную для данного вида форму. Дочерние хроматиды в каждой паре разъединены хорошо видимой продольной щелью. Большинство хромосом становятся двуплечими. Местом перегиба — центромерой — они прикрепляются к нити веретена. Все хромосомы располагаются в экваториальной плоскости ядра, свободные их концы направлены к центру ядра, образуя звезду. В это время хромосомы лучше всего наблюдать и подсчитывать.

**Анафаза** (греч. ana — обратно). Вслед за делением центромер начинается расхождение хроматид, ставших теперь отдельными дочерними, или сестринскими, хромосомами, к противоположным полюсам. При этом хромосомы имеют вид разнообразных крючков, обращенных своими концами к центру клетки. Так как из каждой хромосомы возникли две совершенно одинаковые хроматиды, то в обеих образовавшихся дочерних клетках будет одинаковое число хромосом, равное диплоидному числу исходной материнской клетки.

Анафаза заканчивается сближением хромосом у полюсов, где они образуют фигуры, похожие по внешнему виду на звезды.

Процесс деления центромер и движения к разным полюсам всех вновь образовавшихся парных хромосом отличается исключительной одновременностью (синхронностью). В конце анафазы начинается раскручивание (деспирализация) хромосомных нитей, и хромосомы, отошедшие к полюсам, в это время менее четко видны.

**Телофаза** (греч. telos — конец). В этой фазе продолжается деспирализация хромосомных нитей, и хромосомы постепенно становятся более тонкими и длинными, приближаясь к тому состоянию, в котором они были в профазе.

Вокруг каждой группы хромосом образуется ядерная оболочка, формируется ядрышко. В это же время завершается деление цитоплазмы и возникает клеточная оболочка. Обе новые дочерние клет-

ки вступают в период интерфазы. Весь процесс митоза протекает обычно в течение 1—2 ч. Продолжительность его зависит от вида и возраста клеток, а также от внешних условий, в которых они находятся (температурный и световой режим, влажность воздуха и т. д.).

Деление клеток тормозится под действием высокой температуры, больших доз радиации, различных наркотиков и растительных ядов (колхицин, аценафтен и др.).

Непосредственные причины, вызывающие деление клетки, недостаточно ясны. Наиболее вероятная из них заключается в нарушении ядерно-плазменного отношения. При увеличении объема цитоплазмы в растущей клетке это отношение уменьшается и ядро оказывается не в состоянии регулировать клеточные процессы. Такое неустойчивое состояние может дать толчок к началу деления.

Митотическое деление клеток, как мы видим, отличается исключительно высокой степенью точности и совершенства. Механизм митоза создавался и совершенствовался на протяжении многих миллионов лет эволюционного развития организмов. В митозе находит свое проявление одно из свойств клетки как самоуправляемой и самовоспроизводящейся живой биологической системы.

**Амитоз.** Наряду с митозом существует и другой вид деления соматических клеток, так называемое прямое их деление, или амитоз (от греч. а — без и *mitos* — нить), когда ядро клетки делится пополам простой перетяжкой. Амитоз у животных и растений был описан значительно раньше, чем митоз, но встречается это явление гораздо реже. Путем амитоза делятся клетки ряда простейших организмов, многие специализированные клетки, например клетки печени у животных, клетки стенок завязи паренхимы клубней у растений. Амитоз наблюдается при делении патологически измененных клеток, в частности раковых.

В период, предшествующий началу амитоза, также происходит удвоение количества ДНК, но хромосомы и веретено деления под микроскопом в ядрах не обнаруживаются и распределение ядерного вещества между дочерними клетками и по количеству и в качественном отношении происходит неравномерно. Поэтому такие клетки наследственно неполноценны.

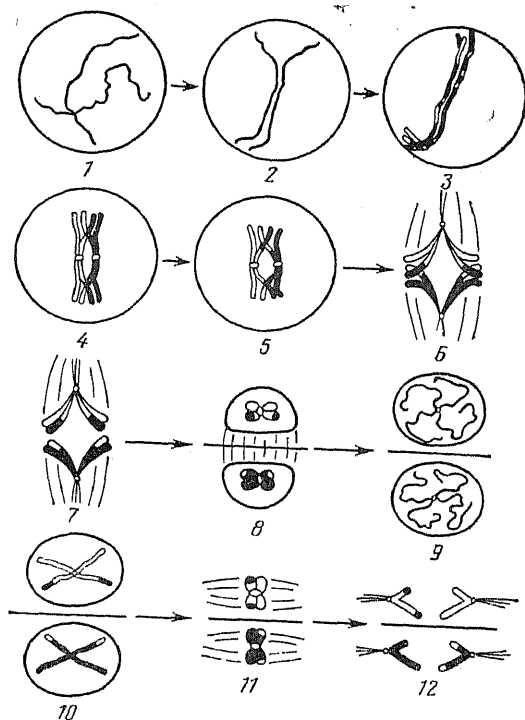
**Образование и развитие половых клеток. Мейоз.** Все организмы, размножающиеся половым путем, образуют половые клетки, или *гаметы*. Этому предшествует особый вид деления клеточного ядра — *мейоз* (от греч. *meiosis* — уменьшение, редукция). Мейотическое деление впервые было открыто в 1884 г. Оно существенно отличается от митоза и амитоза.

Так как при оплодотворении объединяются материнский и отцовский наборы хромосом, уменьшение их числа вдвое при образовании гамет биологически необходимо. Этот процесс и осуществляется во время мейоза (рис. 11).

Мейоз состоит из двух быстро следующих друг за другом делений клеток. Одно из них называется *редукционным*, или *первым мейотическим делением*, при котором число хромосом уменьшается

Рис. 11. Схема мейоза:

1—5 — профаза I (1 — лептонема, 2 — зигонема, 3 — пахинема, 4 — диплонема, 5 — диакинез); 6 — метафаза I; 7 — анафаза I; 8 — телофаза I; 9 — интерфаза; 10 — профаза II; 11 — метафаза II; 12 — анафаза II.



в 2 раза; второе — *эквационным* (равным), или *вторым мейотическим делением*, протекающим так же, как и митоз. Каждое из этих делений, как и обычный митоз, состоит из четырех фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

Наиболее сложно протекает профаза первого деления. Она делится на пять последовательных стадий: лептоному, зигонему, пахинему, диплоному и диакинез.

В *лептономе* (от греч. leptos — тонкий и nema — нить) размер ядра увеличивается, хромосомы имеют вид длинных тонких деспирализованных нитей, каждая из которых состоит из двух хроматид. В стадии *зигонемы* (от греч. zygon — пара) наблюдается так называемая конъюгация хромосом, состоящая в том, что парные (гомологичные) хромосомы сближаются, притягиваются и по своей длине всеми участками соприкасаются друг с другом. Конъюгация хромосом контролируется генетической системой, усиливающей или ослабляющей их спаривание. У мягкой пшеницы этот процесс связан с функцией одного локуса хромосомы 5B.

В стадии *пахинемы* (от греч. pachys — толстый) конъюгирующие хромосомы образуют сдвоенные пары — биваленты. Каждый бивалент состоит из четырех хроматид. Во время *диплономы* (от греч. diploos — двойной) хроматиды в спаренных гомологичных хромосомах начинают расходиться, биваленты оказываются состоящими из четырех хроматид и называются поэтому тетрадами. В это время хорошо наблюдается перекрест парных хромосом, во время которого происходит обмен их гомологичными участками (явление кроссинговера).

В заключительной стадии первого деления — *диакинезе* (от греч. dia — через и kinesis — движение) хромосомы благодаря спирализации утолщаются и укорачиваются, разрушается оболочка ядра, и наступает вторая стадия первого деления — метафаза, когда спаренные хромосомы, состоящие из четырех хроматид, располагаются в плоскости экватора веретена.

В анафазе спаренные гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух тесно связанных между собой хроматид, расходятся. Такие хромосомы называются диадами. К каждому полюсу отходит одна из хромосом каждой пары. Следовательно, в каждую из вновь образовавшихся дочерних клеток попадает половина хромосом материнской клетки, т. е. происходит редукция (уменьшение) числа хромосом.

Распределение хромосом по дочерним клеткам при редукционном делении случайное: из каждой пары гомологичных хромосом любая может попасть либо в одну, либо в другую клетку.

Сразу же после первого деления и короткой телофазы наступает интерфаза (промежуток времени между концом первого и началом второго деления), которая длится недолго. В нее хромосомы входят уже удвоенными. Удвоение (редупликация) произошло, как указывалось выше, еще перед первым делением (в интерфазе, предшествовавшей профазе первого деления). Вслед за этим начинается второе деление мейоза. Оно проходит по типу митоза, повторяя все его фазы.

Генетическое значение мейотического деления сводится к трем основным моментам.

1. Мейоз является механизмом, поддерживающим видовое постоянство числа хромосом.

2. Мейоз обеспечивает генетическую разнородность гамет благодаря случайной рекомбинации материнских и отцовских хромосом.

3. Мейоз вызывает образование хромосом нового генетического состава благодаря обмену участками гомологичных (парных) материнских и отцовских хромосом.

## РАЗМНОЖЕНИЕ

Клетка и ее структурные элементы составляют материальную основу размножения организмов. Продолжение и преемственность жизни на Земле поддерживаются благодаря размножению организмов. Размножение — необходимое условие существования любого вида растений и животных.

При огромном разнообразии форм размножения организмов все они могут быть сведены к двум основным типам: *бесполому* и *половому*. При бесполом размножении воспроизведение потомства происходит от одной родительской особи путем образования спор или вегетативно. В первом случае новый организм возникает из одноклеточного образования — споры. Споры у растений образуются в спорангиях. Таким способом размножаются грибы, папоротники, хвощи.

При вегетативном размножении потомство возникает от отделившихся от материнской особи участков тела — из корней, стеблей или других вегетативных органов. Многолетние травы размножаются корневищами, картофель — клубнями, земляника — усам, тюльпаны — луковичками. Возможно размножение растений черен-



ками, отводками, глазками и даже просто листьями (герань, какао, бегония). Вегетативное размножение имеет большое значение для многолетних плодовых растений. Путем вегетативного размножения у них сохраняется гетерозиготность в течение многих поколений.

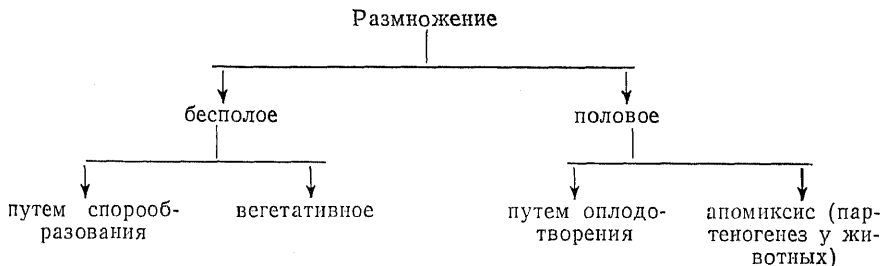
Среди животных способность размножаться путем почкования присуща, например, гидре *Chlorohydra viridissima* и другим видам этого рода. Они обладают удивительным свойством регенерации: из маленького отрезанного участка тела животного развивается новый организм.

При половом размножении потомство дают две родительские особи. Каждая из них образует половые клетки, или гаметы (от греч. *gamete* — супруга и *gametes* — супруг). В процессе оплодотворения гаметы сливаются и образуют зиготу (от греч. *zygote* — соединенная в пару). У самоопыляющихся растений в половом размножении благодаря обоеполым цветкам участвует одна особь.

Особую форму полового размножения представляет *партеногенез* (от греч. *parthenos* — девственница и *genesis* — развитие), или девственное размножение. При партеногенезе новый организм возникает из яйца, развивающегося без оплодотворения. У растений развитие зародыша без слияния половых клеток получило название *апомиксиса* (от греч. *apo* — частица отрицания и лат. *mixtus* — смешение).

Многие растения могут размножаться и вегетативными органами и семенами, т. е. и бесполом и половым путем.

Схематически основные типы размножения можно представить в следующем виде:



Господствующим типом размножения животных и растений является половое размножение. Оно связано с образованием в процессе мейоза специализированных половых клеток (гамет).

Половые клетки образуются из обычных клеток генеративных, или воспроизводительных, тканей.

**Смена поколений у растений.** В процессе размножения высших растений наблюдается смена полового и бесполого поколений. Цикл их развития состоит из двух фаз: *диплоидной*, или фазы *спорوفита*, и *гаплоидной*, или фазы *гаметофита* (рис. 12). В диплоидной фазе в ядрах клеток содержится в 2 раза больше хромосом ( $2n$ ), чем в гаплоидной ( $n$ ). Диплоидная фаза охватывает

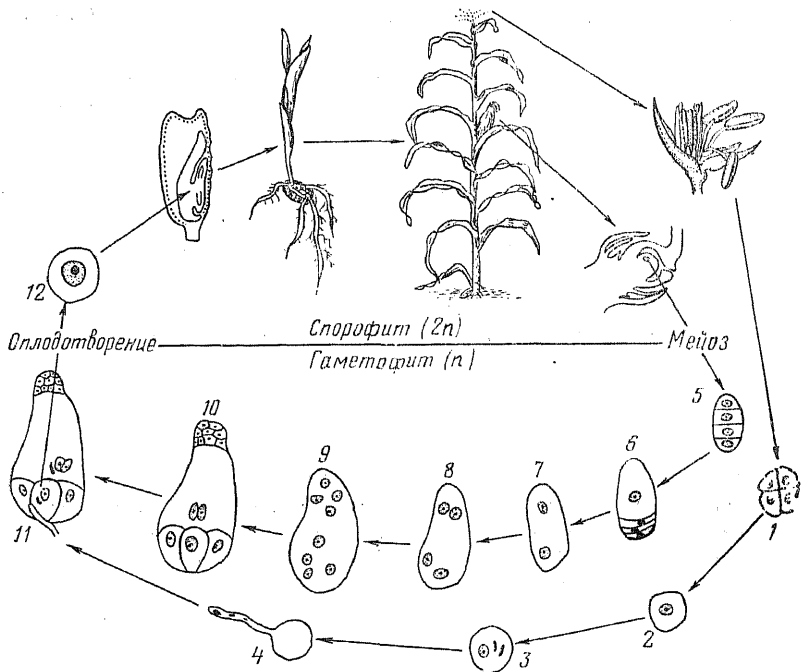


Рис. 12. Смена диплоидного и гаплоидного поколений в жизненном цикле кукурузы:

1 — четыре гаплоидных микроспоры; 2 — микроспора; 3 — пыльцевое зерно; 4 — пыльцевая трубка; 5 — четыре гаплоидных ядра; 6 — выживающая мегаспора; 7—10 — образование зародышевого мешка; 11—12 — двойное оплодотворение.

весь период развития от момента слияния гамет до мейоза. Гаплоидная связана только с существованием гамет, она длится от мейоза до слияния гамет. У всех высших растений, некоторых водорослей и грибов диплоидная фаза включает зиготу и все клетки, которые происходят от нее путем митоза. Гаплоидная фаза у этих растений включает клетки репродуктивных органов — споры, образовавшиеся путем мейоза и делящиеся далее митотически. Диплоидное поколение, образующее споры, называется *спорофитом*, а гаплоидное, в котором формируются гаметы, — *гаметофитом*.

Половые клетки у покрытосеменных растений (микроспоры и мегаспоры) образуются в пыльниках и семязпочках цветка. Процесс образования микроспор в пыльниках цветка называется *микроспорогенезом*, а мегаспор в семязпочках завязи — *мегаспорогенезом* (рис. 13).

Образованием микроспор и мегаспор у растений заканчивается диплоидная фаза спорофита и начинается гаплоидная фаза развития гаметофита, которая, в свою очередь, завершается образованием пыльцевых зерен в пыльниках и зародышевых мешков в завязях. Формирование мужских гамет (спермиев) в пыльцевых

зернах и женских гамет (яйцеклеток) в зародышевых мешках происходит в результате процесса, получившего название гаметогенеза.

**Микроспорогенез и развитие мужского гаматофита.** Мужские генеративные органы растений — тычинки — образуются из цветковых почек. Они состоят из пыльников и тычиночных нитей. Развивающийся пыльник имеет четыре лопасти, в которых закладываются бугорки — микроспорангии.

В результате деления клеток микроспорангиев образуется спорогенная ткань — археспорий пыльника. Клетки археспория развиваются в материнские клетки микроспор, из которых в результате микроспорогенеза образуются микроспоры. Микроспорогенез осуществляется путем двух последовательных делений мейоза (первого и второго делений), в результате образуются тетрады (четверки) микроспор с гаплоидным числом хромосом.

Тетрады микроспор вначале покрыты общей оболочкой материнской клетки. Когда она растворится, тетрада микроспор распадается.

Каждая микроспора образует собственную внешнюю и внутреннюю оболочки, предохраняющие ее содержимое от потери воды. Так микроспора превращается в пыльцевое зерно. Дальнейшие изменения пыльцевого зерна, ведущие к образованию мужских гамет, совершаются в процессе спермиогенеза.

Продолжительность интерфазного периода первичного ядра пыльцевого зерна колеблется, в зависимости от вида растений и внешних

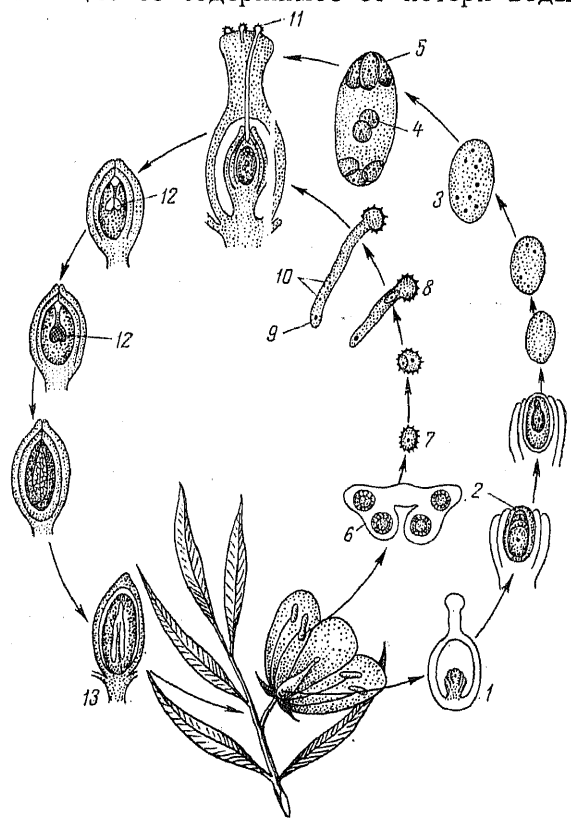


Рис. 13. Схема микро- и мегаспорогенеза и оплодотворения у двудольных растений;

1 — семяпочка и мегаспорангий с материнской клеткой мегаспор; 2 — мегаспоры (гаплоидные); 3 — женский гаметофит; 4 — полярные ядра; 5 — яйцеклетка; 6 — пыльник и микроспорангий с материнскими клетками микроспор; 7 — микроспора (гаплоидная); 8 — мужской гаметофит; 9 — ядро пыльцевой трубки; 10 — мужские генеративные ядра; 11 — прорастающее пыльцевое зерно; 12 — молодой спорофит; 13 — молодой спорофит внутри семени.

них условий, от нескольких часов до нескольких дней и даже недель. У подсолнечника, например, он длится 18—24 ч.

Первичное ядро микроспоры начинает делиться путем митоза сразу же после образования пыльцевых оболочек. Этот процесс происходит всегда за несколько дней до начала раскрытия цветка.

В результате деления первичного ядра микроспоры и последующего деления цитоплазмы (цитокинеза) образуются две клетки, сильно различающиеся между собой. Одна из них крупная и имеет крупное ядро, цитоплазма ее жидкая с большим числом вакуолей. Эта клетка называется вегетативной, а другая — генеративной; она меньших размеров, имеет более плотное ядро и вязкую цитоплазму, в которой содержится больше РНК. Генеративная клетка располагается в цитоплазме вегетативной клетки и развивается в значительной степени за счет последней. В дальнейшем она делится, образуя два спермия.

Этим заканчивается процесс формирования мужского гаметофита.

Ядро генеративной клетки делится по типу обычного митоза. Это деление, в результате которого образуются два спермия, происходит в пыльцевом зерне или, что наблюдается значительно чаще, в пыльцевой трубке, уже во время ее прорастания. Поэтому зрелые пыльцевые зерна у большинства покрытосеменных растений двухклеточные.

Растения образуют в большинстве случаев значительно больше пыльцы, чем это необходимо для оплодотворения. Так, на одном растении кукурузы в среднем формируется до 25 млн. пыльцевых зерен, т. е. примерно по 20—25 тыс. на каждое рыльце цветка початка.

У различных видов продолжительность жизнеспособности пыльцы разная: от нескольких часов до нескольких суток. У пшеницы, ржи, ячменя, кукурузы пыльца при благоприятных условиях сохраняет жизнеспособность в течение 3—5 суток, у яблони и некоторых других плодовых растений ее можно хранить 20 суток и более.

В период образования пыльцы растения очень чувствительны к низкой температуре, сухости воздуха и почвы, недостатку питательных веществ, неблагоприятному фотопериоду и т. д., вызывающим увеличение стерильности пыльцы. У пшеницы и ржи при температуре 0 °С наблюдается частичная, а при дальнейшем ее понижении — полная стерильность пыльцы. Поэтому заморозки, сопровождающиеся понижением температуры воздуха до —1 °С и больше, очень опасны для урожая.

**Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита.** Женский генеративный орган покрытосеменных растений называется *пестиком*. Он состоит из *рыльца*, *столбика* и *завязи*. В завязи цветка в виде небольших бугорков плодolistика образуются *семяпочки*. Клетки бугорка семяпочки в результате ряда быстро идущих митозов разрастаются. Из вершины бугорка образуется центральная часть семяпочки — *нуцеллус*, а из нижней части бугорка — *семяножка*.

В одном из слоев ткани нуцеллуса закладывается так называемая *археспориальная клетка семяпочки*. Она благодаря усиленному росту и задержке деления имеет большие размеры по сравнению с другими клетками нуцеллуса. Ядро в ней более крупное, а цитоплазма вязкая.

Археспориальная клетка сразу или в результате одного-двух делений дифференцируется в *материнскую клетку мегаспор (материнскую клетку зародышевого мешка)*, которая интенсивно растет, увеличивается в размерах и затем путем двух делений мейоза дает начало четырем гаплоидным клеткам (*тетрада мегаспор*). Этот процесс образования мегаспор называется мегаспорогенезом.

Дальнейшие изменения, претерпеваемые мегаспорами и ведущие к образованию зародышевого мешка, совершаются в процессе развития женского гаметофита. Из четырех мегаспор тетрады развивается только одна, а три другие дегенерируют и отмирают. Из оставшейся мегаспоры формируется одноядерный зародышевый мешок. Она крупнее других мегаспор и содержит больше цитоплазмы. Ее ядро делится путем митоза и дает начало двум дочерним ядрам, которые расходятся к противоположным полюсам клетки, образуя двухъядерный зародышевый мешок.

Нижнее ядро, расположенное ближе к пыльцевходу (микропиле), получило название *микропилярного*, а верхнее, расположенное ближе к халазе, через которую семяпочка снабжается питательными веществами, называется *халазальным*.

В результате двукратного деления этих ядер образуется восьмиядерный зародышевый мешок (по четыре ядра в микропилярной и халазальной части). Одновременно с делением ядер зародышевый мешок растет в длину, в цитоплазме увеличиваются вакуоли. После третьего деления ядер на противоположных концах зародышевого мешка начинают образовываться клетки.

В микропилярной группе отделяется нижнее полярное ядро. Оно перемещается к центру зародышевого мешка, где сливается с верхним полярным ядром халазальной группы, продвинувшимся ему навстречу. При слиянии между собой этих полярных ядер возникает *центральное (вторичное) ядро зародышевого мешка*. Оно имеет диплоидное (2n) число хромосом. Клетки микропилярной группы образуют *яйцевой аппарат зародышевого мешка*. Он состоит из двух синергид и яйцеклетки.

*Яйцеклетка* — женская половая клетка (гамета), несущая наследственные признаки и свойства организма. Она расположена между синергидами, имеет крупное ядро и густую цитоплазму. Ядро яйцеклетки смещено к нижней части, в верхней — формируются вакуоли. Цитоплазма яйцеклетки содержит большое количество РНК и белков, она богата сахарами и липидами.

**Оплодотворение.** Половое размножение животных и растений сопровождается оплодотворением — слиянием двух гамет — яйцеклетки и спермия (сперматозоида у животных). В результате образуется оплодотворенная яйцеклетка — зигота, дающая начало развитию нового поколения организмов.

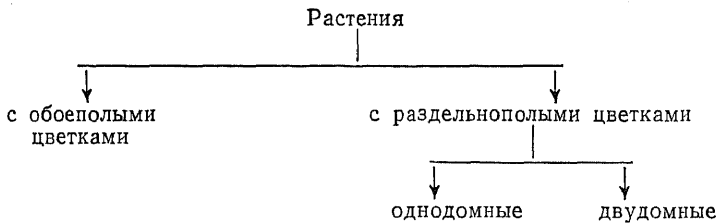
При оплодотворении объединяются гаплоидные наборы хромосом разных организмов и восстанавливается их диплоидное число. Таким образом, в процессе оплодотворения обеспечивается непрерывность материальной связи между поколениями организмов. Благодаря объединению наследственных задатков двух организмов в их потомстве происходят новообразования, дающие материал для отбора.

Опыление и оплодотворение у растений. Собственно оплодотворению, т. е. слиянию гамет, у растений предшествует опыление и прорастание пыльцевых трубок.

Процессы опыления и оплодотворения растений физиологически тесно связаны между собой. Известны два способа опыления покрытосеменных растений: перекрестное и самоопыление.

Способ опыления определяется характером строения цветка и расположением на растениях женских и мужских генеративных органов. Способ опыления у одного и того же вида зависит и от влияния внешних условий в период цветения.

По признакам строения цветка и расположения генеративных органов возможно следующее схематическое деление растений:



У растений с обоеполыми цветками (пшеница, рожь, ячмень, горох и др.) женские и мужские генеративные органы находятся в одном цветке. Раздельнополые цветки могут находиться на одном растении, например у кукурузы, и на разных растениях, например у конопли.

Оплодотворение растений возможно в результате как перекрестного опыления (опыление пылью других растений), так и самоопыления (опыление рылец пестиков пылью своего растения). Самоопыление раздельнополых однодомных растений (*гейтеногамия*) наблюдается очень редко. Оплодотворение материнских растений двудомных видов происходит только в результате перекрестного опыления.

Перекрестное опыление в природе распространено более широко, чем самоопыление. При перекрестном опылении генетически разнородных растений возникает более жизнеспособное потомство и создается возможность для отбора форм, лучше приспособленных к изменяющимся внешним условиям. Принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений ведет, как правило, к депрессии потомства — пониженной мощности и плодовитости.

В ходе естественного отбора у растений выработались многочисленные и очень совершенные приспособления для обеспечения перекрестного опыления. Они связаны с окраской, формой и строением цветка, а также явлением самонесовместимости, когда пыльца не прорастает на рыльцах или в столбиках цветков того же растения. Одним из видов приспособления к перекрестному опылению растений, имеющих обоеполые цветки, является *дихогамия* — явление разновременного созревания тычинок (*андроцея*) и пестиков (*гинецея*). Более раннее созревание пыльцы в сравнении с созреванием пестика называется *протерандрией*, а более раннее развитие пестика — *протерогинией*.

У подавляющего большинства покрытосеменных растений развитие цветков идет по типу протерандрии: сначала созревают и растрескиваются пыльники, а затем созревает пестик. У раздельнополых однодомных и двудомных растений также сначала созревают мужские соцветия, а затем женские.

Перекрестному опылению способствует также *гетеростилия* (от греч. *heteros* — другой, *stilos* — столб), или *разностолбчатость*.

Подавляющее большинство растений опыляется с помощью ветра (анемофильное опыление) или насекомых (энтомофильное опыление). Анемофильные растения образуют большое количество мелкой пыльцы, рыльца у них более разветвлены и имеют большую поверхность соприкосновения. У энтомофильных растений пыльца более крупная, часто с шероховатой поверхностью, их рыльца имеют большое число железок и выделяют липкие вещества (секреты), способствующие удержанию пыльцы.

В дикой флоре, как уже говорилось выше, преобладают перекрестноопыляющиеся растения. Среди культурных растений имеются и перекрестники (рожь, кукуруза, гречиха, сахарная свекла, клевер, люцерна), и самоопылители (пшеница, ячмень, овес, рис, просо, горох, чечевица, лен, хлопчатник).

У подавляющего большинства самоопыляющихся культур в той или иной степени выражено открытое цветение и перекрестное опыление. Такие культуры называются факультативными (необязательными) самоопылителями. Например, пшеница считается самоопыляющимся растением, но у нее в условиях Москвы в среднем около 0,2% цветков опыляется перекрестно. При жаркой погоде во время цветения и в более южных областях число перекрестноопыляющихся цветков у этой культуры может увеличиваться до 1% и более. Поэтому нередко наблюдается естественная (спонтанная) гибридизация не только между разными сортами одного вида пшеницы, но между мягкой пшеницей и твердой, между пшеницей и рожью и т. д.

Возможность переопыления цветков чужой пыльцой в сильной степени зависит от характера цветения: будет ли оно открытым или закрытым. Ячмень цветет более закрыто, чем пшеница, иногда у него цветение происходит до выколашивания, когда колос только начинает выходить из влагалища листа. Поэтому процент перекрестного опыления у ячменя значительно ниже, чем у пшеницы.

Погодные условия оказывают большое влияние на характер цветения. При жаркой и сухой погоде число открыто цветущих цветков увеличивается и процент перекрестного опыления соответственно возрастает, в холодных и влажных условиях открытое цветение и перекрестное опыление происходят значительно реже.

Среди самоопыляющихся культур есть и такие, у которых опыление полностью проходит при закрытых цветках. Это явление получило название *клеистогамии*, а растения, у которых цветение происходит всегда при закрытых цветках, — *клеистогамных*. Из полевых культур к клеистогамным растениям относится арахис; сильно выражена клеистогамия у ячменя.

Пыльца, попав на рыльце пестика, сразу же или через некоторое время начинает прорастать. Пыльцевое зерно набухает, объем его увеличивается, и из пор появляется пыльцевая трубка.

На прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок оказывают влияние многие условия. Температура может ускорить или замедлить этот процесс: при температуре ниже 5 °С он резко замедляется, при 20—25 °С проходит наиболее интенсивно. Высокая влажность воздуха замедляет, а низкая ускоряет прорастание.

У разных видов растений период от попадания пыльцы на рыльце до проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок различен. Он может продолжаться от нескольких минут до нескольких месяцев, например у ячменя и подсолнечника 30—60 мин, а у дуба — 3—4 и более месяцев.

Кроме условий опыления, на скорость прорастания пыльцы и пыльцевых трубок влияют возраст пыльцы и ее количество. Старая пыльца прорастает медленнее молодой. Прорастание пыльцевых трубок ускоряется при нанесении большого количества пыльцы на рыльце пестика.

У одного и того же вида растений скорость прорастания пыльцевых трубок изменяется в зависимости от способа опыления: при перекрестном опылении она, как правило, выше, чем при самоопылении. При скрещивании различных видов и родов растений в подавляющем большинстве случаев пыльцевые трубки прорастают ненормально или так медленно, что оплодотворение не происходит. Поэтому приходится применять специальные приемы, обеспечивающие оплодотворение и завязывание семян.

**Двойное оплодотворение.** Проникнув в зародышевый мешок, пыльцевая трубка приходит в соприкосновение с его яйцевым аппаратом. Синергиды после этого теряют свое значение и распадаются. Из пыльцевой трубки выходят два спермия. Один из них проникает в яйцеклетку и сливается с ее ядром, другой же оплодотворяет ядро центральной клетки зародышевого мешка. Происходит так называемый процесс двойного оплодотворения (рис. 14).

Оплодотворенная яйцеклетка становится зиготой, в ней восстанавливается диплоидный (2n) набор хромосом. Из зиготы путем ряда митотических делений клеток развивается зародыш семени нового растения. Центральная клетка зародышевого мешка после



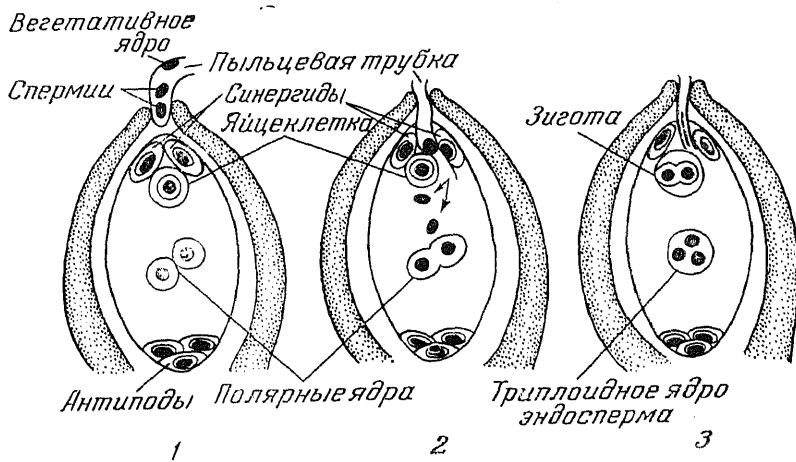


Рис. 14. Схема двойного оплодотворения у растений:

1 — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок; 2 — излияние содержимого пыльцевой трубки в него; 3 — зародышевый мешок после оплодотворения.

оплодотворения содержит тройной набор хромосом ( $3n$ ). Из нее развивается триплоидный эндосперм семени.

Двойное оплодотворение у растений впервые было открыто русским ученым С. Г. Навашиным в 1898 г. Это было выдающееся открытие в цитологии и ботанике. Оно легло в основу изучения сложных процессов оплодотворения и размножения и объяснения эволюционного преимущества покрытосеменных растений. В 1915 г. М. С. Навашин установил триплоидную природу эндосперма.

Открытие двойного оплодотворения позволило объяснить наблюдающееся у некоторых растений явление *ксенийности* (от греч. *ksenos* — чужой), заключающееся в том, что признаки отцовского организма проявляются непосредственно в результате оплодотворения на эндосперме семян (ксении первого порядка) или на околоплоднике (ксении второго порядка) материнских растений. Например, при произрастании рядом двух сортов кукурузы — белосемянного и красnoseмянного — у первого из них появляются початки, на которых часть семян окрашена в красный цвет. На рисунке 15 показан початок кукурузы, на котором большая часть зерен — ксенийные (образовались от переопыления белосемянного сорта красnoseмянным). Такие початки называются ксенийными. Признак красной окраски эндосперма возникает здесь как результат оплодотворения ядра центральной клетки зародышевого мешка белосемянного растения одним из спермиев пыльцевого зерна, попавшего на его рыльце с красnoseмянного сорта. В явлении ксенийности очень хорошо выявляются половая природа и гибридный характер образования эндосперма.

Явление ксенийности можно использовать в селекционной работе для контроля за скрещиванием при получении гибридных семян.

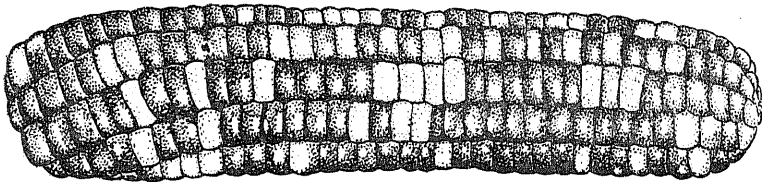


Рис. 15. Явление ксенейности у кукурузы.

Если при подборе родительских пар в качестве материнской формы брать сорт с рецессивным признаком эндосперма семени, а в качестве отцовского — с доминантным, то все гибридные семена будут иметь доминантный признак. Поэтому негибридное потомство, происходящее от самоопыления, можно легко выбраковать уже в год скрещивания. Появление ксенейных початков в семенных посевах кукурузы свидетельствует о несоблюдении пространственной изоляции между различными сортами и гибридами.

**Моноспермия и полиспермия.** Сущность оплодотворения состоит в слиянии двух ядер — ядра яйцеклетки и ядра спермия (*кариогамия*).

При слиянии ядра яйцеклетки с ядрами двух и большего числа спермиев происходило бы нагромождение ядерного материала и свойства отцовского и материнского организмов не могли бы наследоваться в равной степени. Поэтому у подавляющего большинства растений и животных оплодотворение идет при участии одного спермия (сперматозоида).

В 1875 г. О. Гертвиг, экспериментируя с морским ежом, впервые доказал, что яйцеклетка оплодотворяется только одним сперматозондом. Через два года, в 1877 г., подобное доказательство было представлено Э. Страсбургером в отношении растений, у которых новый организм также возникает в результате слияния одной мужской клетки с одной женской. Такой тип оплодотворения получил название *моноспермии*.

Выработались различные приспособления, препятствующие проникновению в яйцо нескольких сперматозондов.

В то же время у некоторых видов птиц, млекопитающих, насекомых, в частности у шелкопряда, и рыб, яйцо имеет несколько микропиле, и в него проникает, как правило, много сперматозондов. Это явление получило название *полиспермии*. При полиспермии в цитоплазме яйца образуется несколько мужских пронуклеусов, однако только один из них соединяется с ядром яйцеклетки, а все другие растворяются и исчезают (элиминируются).

У растений, так же как и у животных, в ходе эволюции выработались механизмы, обеспечивающие блокирование зародышевого мешка после проникновения в него одной пыльцевой трубки. Однако наблюдаются случаи, когда в зародышевый мешок проникают несколько пыльцевых трубок и происходит слияние спермиев с

другими клетками зародышевого мешка, в результате чего образуется несколько зародышей. Полиспермия у растений возможна и при проникновении в зародышевый мешок одной пыльцевой трубки, когда спермии во время ее роста претерпели одно или несколько митотических делений. Явление полиспермии наблюдалось у хлопчатника, табака, свеклы и других растений.

Следует подчеркнуть, что, несмотря на все известные случаи полиспермии, ни в одном из них не было установлено слияние ядра яйцеклетки с двумя или большим числом ядер сперматозоидов. Следовательно, слияние двух гаплоидных ядер и образование диплоидной зиготы и при явлениях полиспермии сохраняет свое значение в процессе оплодотворения и размножения организмов.

**Избирательность гамет и селективное оплодотворение.** Ветер и насекомые заносят на рыльца цветка большое количество пыльцы разных растений того же вида, а очень часто и пыльцу других видов. В то же время в зародышевый мешок проникает, как правило, только одна пыльцевая трубка. Возникает вопрос: на какое пыльцевое зерно и в силу каких причин падает этот выбор?

Многочисленные наблюдения и специально поставленные опыты показали, что, как правило, оплодотворение происходит пыльцой других особей данного вида и сорта растений. Этот процесс обеспечивается целым рядом совершенных приспособлений: в сроках созревания генеративных органов, строении цветка, способе опыления, структуре пестика, биохимическом составе выделений пыльцевой трубки и тканей столбика определенного пестика и т. д.

В то же время существуют не менее многочисленные физиологические и генетические барьеры, препятствующие оплодотворению растений одного вида пыльцой других видов или родов. При этом пыльцевые зерна совсем не прорастают или пыльцевые трубки не достигают зародышевого мешка, а если оплодотворение и происходит, то зародыш не развивается из-за несоответствия хромосомных компонентов соединившихся гамет. Таким образом, избирательность гамет при оплодотворении по отношению к своему виду бывает хорошо выражена.

Более сложен ответ на вопрос, какое из многих сотен и даже тысяч пыльцевых зерен, принадлежащих тому же виду, достигнет зародышевого мешка и произведет оплодотворение. Здесь мы сталкиваемся с так называемым явлением *селективности (отбора) пыльцы* в процессе оплодотворения. При прорастании на одном рыльце пыльцы разных сортов или разных растений одного и того же сорта выявляется разная конкурентоспособность пыльцевых трубок по скорости их прорастания в тканях столбика пестика. Явление селективности оплодотворения представляет собой сложный, но пока еще мало изученный вопрос.

**Нерегулярные типы полового размножения.** Основной тип полового размножения, сущность которого составляет процесс соединения двух гамет — мужской и женской, называется *амфимиксисом* (от греч. *amphi* — оба и лат. *mixtus* — смешение). Но у некоторых организмов, как об этом говорилось выше, развитие зародыша про-

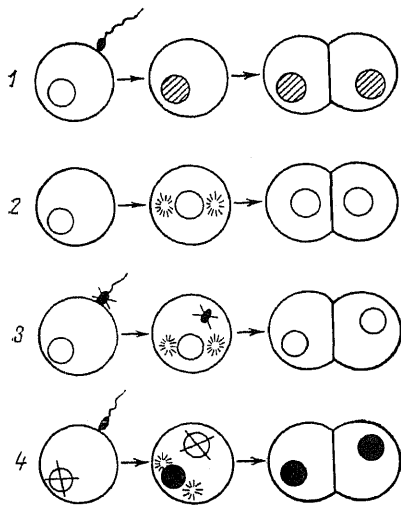


Рис. 16. Типы полового размножения: 1 — нормальное оплодотворение; 2 — партеногенез; 3 — гиногенез; 4 — андрогенез (по М. Е. Лобашеву).

мешка — синергид и антипод (*гаплоидная апогамия*). Иногда спермий проникает в яйцеклетку, но с ее ядром не сливается (рис. 16). Он лишь стимулирует его деление, а сам элиминируется (*гиногенез*). При этих формах нерегулярного апомиксиса возникают гаплоиды с редуцированным числом хромосом и признаками материнского растения. Если ядро яйцеклетки по каким-либо причинам погибает, зародыш может образоваться из ядра спермия и цитоплазмы яйцеклетки (*андрогенез*). Он будет иметь гаплоидное число хромосом и признаки отцовского растения. Андрогенные зиготы маложизнеспособны, но болгарскому генетику Д. Костову удалось получить андрогенное гаплоидное растение табака. Более жизнеспособны зиготы, возникающие от слияния двух спермиев. Такие случаи возможны, когда в результате соединения двух сперматозоидов одного или разных самцов (полиандрия) развиваются нормальные мужские особи. Подобные факты установлены, например, у тутового шелкопряда.

Гаплоидные растения могут быть использованы для решения многих теоретических и практических вопросов, в частности для геномного анализа, получения анеуплоидов и мутаций, преодоления нескрещиваемости видов при отдаленной гибридизации. Путем воздействия веществами, разрушающими веретено клеточного деления (колхицин, аценафтен), из них можно получать гомозиготные диплоиды, представляющие большой интерес для генетики и селекции.

Нерегулярный апомиксис в природе появляется спорадически и может быть вызван искусственно с помощью факторов, нарушающих нормальное оплодотворение. К ним относятся: чужеродное

исходит без слияния половых клеток. Новый организм при партеногенезе развивается из неоплодотворенного яйца.

*Апомиксис* представляет собой способ образования семян без полового процесса. Формы апомиксиса у покрытосеменных растений многообразны и различаются между собой по характеру развития зародышевого мешка, зародыша и эндосперма.

Апомиксис может быть нерегулярным и регулярным. При первом типе материнская клетка мегаспор претерпевает **обычный** мейоз, и возникает гаплоидный зародышевый мешок. Новый зародыш может образовываться из неоплодотворенной яйцеклетки (*гаплоидный партеногенез*) или других клеток зародышевого

опыление, задержанное опыление, облучение пыльцы и пестика ионизирующей радиацией, обработка завязей химическими веществами и другие. Иногда в первом митотическом делении апомиктически развивающихся гаплоидных яйцеклеток происходит удвоение числа хромосом (*псевдодиплоидный партеногенез*) и образуются гомозиготные диплоиды, идентичные тем, которые возникают при удвоении числа хромосом у гаплоидных растений. Подобные результаты получаются и в случае партеногенетического развития диплоидной яйцеклетки, возникшей путем удвоения числа хромосом во втором делении мейоза (*аутомиксис*).

При регулярном апомиксисе зародышевый мешок диплоиден. Он может возникать из нередуцированной клетки археспория (*генеративная апоспория*, или *диплоспория*) или других клеток нуцеллуса — центральной многоклеточной части семязпочки (*соматическая апоспория*). Зародыш при этом может образоваться из яйцеклетки (*диплоидный партеногенез*) или другой клетки гаметофита (*диплоидная апогамия*). Независимо от способа возникновения и плоидности зародышевого мешка зародыши могут образовываться и не из клеток гаметофита, а из нуцеллуса или его покрова — интегумента (*адвентивная эмбриония*). Эти зародыши всегда диплоидны и могут развиваться рядом с другими зародышами, возникшими из оплодотворенных или неоплодотворенных яйцеклеток, синергид или антипод. Такая форма апомиксиса широко распространена в семействе Рутовые. У некоторых разновидностей рода *Citrus* почти каждое семя имеет несколько зародышей, иногда до 30.

По характеру эндосперма у покрытосеменных растений выделяют два типа устойчивого апомиксиса. При одном из них апомиктическое развитие зародыша может происходить только при опылении и оплодотворении центрального ядра зародышевого мешка, в результате чего формируется гибридный эндосперм (*псевдогамия*, или *менторальный апомиксис*). Указанный тип апомиксиса наблюдается у родов *Рoa*, *Potentilla*, *Hieracium* и др. У таких форм обычно сохраняется способность к формированию фертильной пыльцы. При другом типе апомиксиса семена образуются независимо от опыления (*автономный апомиксис*). Такой тип апомиксиса связан с дегенерацией пыльцы. Он отмечен у *Taraxacum*, *Crepis*, *Arnica* и др.

Устойчивое апомиктическое размножение имеет известное преимущество по сравнению с обычным половым. Апомиксис позволяет избежать расщепления в потомстве гетерозиготных гибридов и сохранить гетерозис в неограниченно длинном ряду поколений. Например, триплоиды у видов с половым размножением оказываются стерильными, а у апомиктов они нормально плодовиты. Многие аллополиплоиды и анеуплоиды также оказываются закрепленными с помощью апомиксиса.

Получение устойчивого регулярного апомиксиса у основных сельскохозяйственных культур — важная задача генетики. Установлено, что переход к апомиксису обусловлен мутационными из-

менениями элементов нормального полового размножения: выпадением редукции числа хромосом, способностью яйцеклеток развиваться без оплодотворения, автономным развитием эндосперма и др. Для получения форм с регулярным апомиксисом необходимо разработать методы выделения отдельных его элементов и объединения их в одном генотипе.

Эволюционное значение апомиктического способа размножения противоречиво. С одной стороны, апомикты обладают большим преимуществом, связанным с наличием у них очень устойчивой и выгодной в данных условиях генетической системы, что часто обеспечивает им высокую жизнеспособность. Это, например, наблюдается у многих широко распространенных видов апомиктически размножающихся одуванчиков. С другой стороны, преимущество апомиктов имеет временный характер, так как в результате выключения полового процесса они образуют внутри вида закрытые клоновые системы и поэтому обладают малой эволюционной пластичностью. Вот почему эволюционный успех апомиктов относительно и исторически кратковременен. Специализация апомиктически размножающихся форм подавляет их дальнейшие эволюционные возможности.

---

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИДРИДИЗАЦИИ. ЗАКОНЫ Г. МЕНДЕЛЯ

---

Основные закономерности наследования впервые были разработаны Грегором Менделем. В отличие от своих предшественников, изучавших наследственность как единое целое, в совокупности проявления всех отличимых признаков и свойств, Мендель исследовал это сложное явление аналитическим путем.

Любой организм обладает многими наследственными признаками. Наследование каждого из них Г. Мендель предложил изучать независимо от того, как наследуются другие. В качестве основного объекта для своих опытов, проводившихся с 1856 по 1863 г., он выбрал горох. У этого растения — строгого самоопылителя — имеется много форм с хорошо отличимыми (*альтернативными*) признаками.

### ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Метод, с помощью которого Мендель изучал наследственность у гороха, заключается в следующем.

1. Сорты гороха, выбранные для скрещивания, различались между собой хорошо заметными признаками. При размножении эти признаки стойко наследовались. Контрольная проверка чистоты избранных для скрещивания сортов проводилась в течение двух лет.

2. Скрещивались сорта, отличающиеся по одной или небольшому числу пар контрастных (*аллеломорфных*) признаков, например желтая и зеленая окраска семян, гладкая и морщинистая форма их, красная и белая окраска цветков, низкий и высокий рост и др. В опытах Г. Менделя с горохом изучалось наследование по семи парам признаков.

3. Проводился точный количественный учет растений по каждой паре изучаемых признаков. В каждом скрещивании производился анализ потомства в последовательном ряду поколений.

Методика, примененная Г. Менделем при изучении явлений наследственности у гороха, составляет сущность метода генетического (гибридологического) анализа. *Генетический анализ* — основной и специфический метод генетики.

В результате скрещивания растений или животных, имеющих по тем или иным признакам наследственные различия, получаются

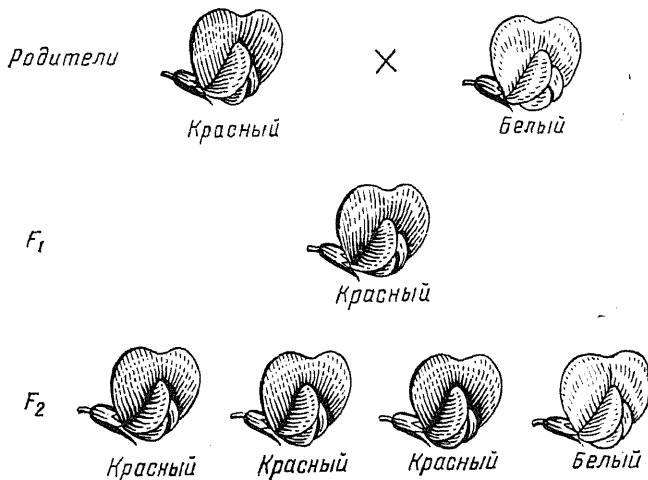


Рис. 17. Единообразие гибридов первого поколения и расщепление во втором поколении при скрещивании красноцветкового гороха с белоцветковым.

гибридные организмы, или *гибриды*. Скрещивания, в которых родительские формы отличаются по одной паре признаков, называются *моногибридными*, при различии по двум парам признаков — *дигибридными*, а если число признаков больше — *полигибридными*.

Изучение явлений наследственности Г. Мендель начал с простейших моногибридных скрещиваний, а затем проводил гибридизацию сортов, различающихся по двум и большему числу признаков.

Успешное применение метода генетического анализа позволило Менделю сформулировать ряд важнейших закономерностей и правил, которым подчиняется наследование признаков и свойств всех организмов при внутривидовой гибридизации.

**Правила записи скрещиваний.** При генетическом анализе для записи различных схем скрещивания пользуются определенными правилами. Родительские формы обозначают буквой *P* (от лат. *parents* — родители), женский пол — знаком ♀, мужской — ♂, скрещивание — *X*, гибридные поколения — буквой *F* (от лат. *filialis* — сыновний) с соответствующими цифровыми индексами (*F*<sub>1</sub> — первое, *F*<sub>2</sub> — второе, *F*<sub>3</sub> — третье поколение и т. д.).

**Правило единообразия гибридов первого поколения.** При опылении красноцветкового гороха пыльцой, взятой с растений с белыми цветками, все гибриды первого поколения имели красную окраску цветков (рис. 17). Такие же результаты были получены при обратном скрещивании, когда белоцветковые растения опылялись пыльцой красноцветковых. Следовательно, все гибридные растения первого поколения имели одинаковую красную окраску цветков, т. е. были по этому признаку единообразны.



Единообразие гибридов первого поколения наблюдалось Г. Менделем во всех скрещиваниях, которые он проводил. Это дало ему основание сформулировать одну из основных закономерностей наследования — правило единообразия гибридов первого поколения.

**Явление доминирования.** В примере, взятом из опытов Г. Менделя по скрещиванию растений гороха с разноокрашенными цветками, признаки красной и белой окраски, составляющие одну пару, проявлялись у потомства по-разному. Красная окраска цветков у гибридов неизменно сохранялась, белая подавлялась и не обнаруживалась. Признак, проявляющийся у гибридов первого поколения, в данном случае красная окраска цветков, Г. Мендель назвал *доминантным* (от лат. *dominans* — господствующий, подавляющий), а не проявляющийся, в данном опыте белая окраска цветков, — *рецессивным* (от лат. *recessus* — отступающий, подавляемый). Подавление у гибридных организмов одних признаков другими получило в генетике название *доминирования*.

Почти во всех скрещиваниях, которые проводил Г. Мендель, доминантный признак полностью подавлял проявление рецессивного, поэтому гибриды первого поколения были единообразны между собой и с родительской формой, имеющей доминантный признак. Но при скрещивании крупнолистного сорта гороха с мелколистным гибриды первого поколения имели листья средней величины. Следовательно, доминирование в данном случае было неполным, и наследование по этим признакам носило промежуточный характер. В дальнейшем выяснилось, что неполное доминирование и промежуточное наследование при скрещивании различных организмов наблюдаются довольно часто.

Очень хорошо явление неполного доминирования проявляется у львиного зева (*Antirrhinum majus*) и ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*). У них гибриды от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми имеют промежуточную розовую окраску (рис. 18).

**Видоизменение доминирования.** Большое число наблюдений и специально поставленных опытов показывает, что доминирование — сложное явление. Оно может видоизменяться под влиянием внешних условий, возраста, пола, особенностей самого организма, а также других наследственных факторов. Например, у дурмана (*Datura stramonium*) при выращивании гибридных растений летом в поле пурпурная окраска стебля полностью доминирует над зеленой, и они неотличимы от одного из родителей. Но если растения выращивать зимой в теплице, то гибриды будут иметь более бледную окраску, чем родительские формы с пурпурной окраской стебля, и их легко отличить друг от друга. У львиного зева гибриды  $F_1$  от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми при выращивании на полном свете и при низкой температуре имеют красную окраску цветков, при выращивании в условиях затенения и повышенной температуры цветут белыми цветками, а при промежуточных условиях дают розовые цветки.

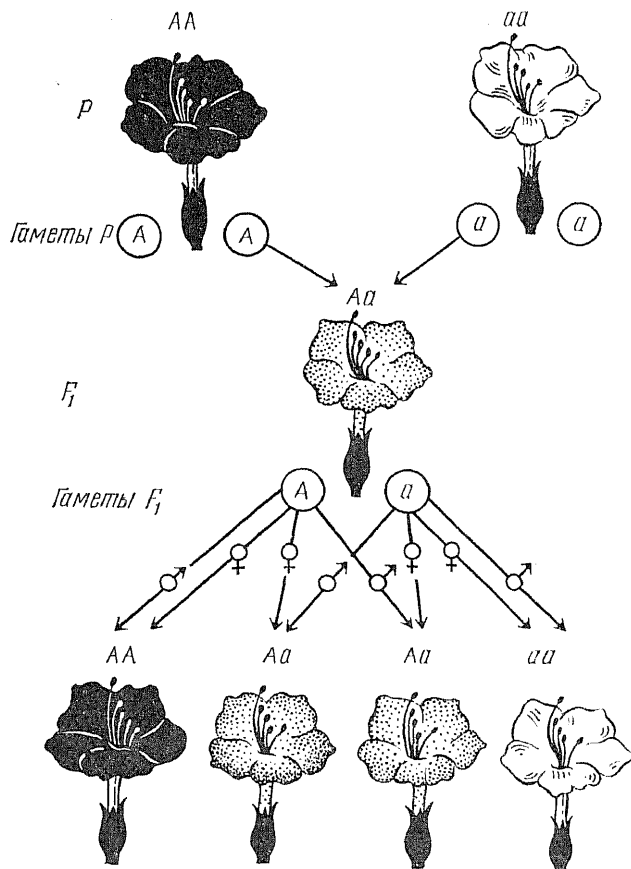


Рис. 18. Неполное доминирование по окраске цветков у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*).

У некоторых пород овец проявление признака рогатости зависит от пола: гибридные самцы имеют рога, а у гибридных по этому признаку самок они отсутствуют. У человека плешивость оказывается доминантным признаком у мужчин и рецессивным — у женщин.

**Правило расщепления гибридов второго поколения.** Все семена гибридов первого поколения Г. Мендель собирал и высевал для размножения. В выращенном из них втором гибридном поколении уже не наблюдалось единообразия: часть растений имела один, часть — другой признак данной пары. Так, растения второго поколения, выращенные из красноцветковых гибридов первого поколения, имели как красные, так и белые цветки. Подсчеты показали, что на три красноцветковых растения приходилось одно белоцветковое (точное соотношение: 3,01 красноцветкового на одно бело-

2. Результаты расщепления по различным признакам в  $F_2$ , полученные в опытах Г. Менделя с горохом

Признаки	Доминантные		Рецессивные		Всего
	число	%	число	%	
Форма семян	5474	74,74	1850	25,26	7324
Окраска семядолей	6022	75,06	2001	24,94	8023
Окраска семенной кожуры	705	75,90	224	24,10	929
Форма боба	882	74,68	299	25,32	1181
Окраска боба	428	73,79	152	26,21	580
Расположение цветков	651	75,87	207	24,13	858
Высота стебля	787	73,96	277	26,04	1064
Всего:	14949	74,90	5010	25,10	19959

цветковое). Это отношение не представляло исключения. Оно наблюдалось по всем другим парам признаков, участвующих в скрещивании. Закономерность в распределении доминантных и рецессивных признаков у гибридов второго поколения в кратном отношении 3 : 1 Г. Мендель назвал *правилом расщепления* (табл. 2).

Важный хозяйственно-полезный признак многих культурных растений — продолжительность вегетационного периода. При скрещивании скороспелых и позднеспелых форм доминирует обычно скороспелость, а в  $F_2$  происходит расщепление в отношении 3 : 1. У пшеницы и ячменя яровость доминирует над озимостью. В опытах Т. К. Лепина при скрещивании яровых форм персидской пшеницы (*Triticum persicum*) с яровыми сортами мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) наблюдалось выщепление озимых форм. Н. И. Вавилов при скрещивании двух форм ярового ячменя обнаружил в  $F_2$  выщепление озимых форм.

**Закон чистоты гамет.** Для объяснения сущности явлений единообразия гибридов первого поколения и расщепления признаков у гибридов второго поколения Г. Мендель предложил *гипотезу чистоты гамет*, по которой развитие любого признака организма определяется соответствующим ему наследственным фактором (в современном понимании — геном). Так, признак красной окраски цветков обуславливается доминантным фактором, а признак белой окраски — рецессивным.

Для обозначения наследственных факторов, участвующих в скрещиваниях, Г. Мендель предложил буквенную символику, применяемую с тех пор во всех генетических работах. Доминантные гены стали обозначать заглавными, а соответствующие им рецессивные гены — строчными буквами алфавита. Если доминантный ген красной окраски обозначить буквой *A*, то рецессивный ген белой окраски должен быть обозначен буквой *a*.

Гибридные растения первого поколения развиваются в результате слияния гамет с доминантным геном *A* от красноцветковой родительской формы и с рецессивным геном *a* от белоцветковой. Поэтому они одновременно имеют и ген красной и ген белой окраски цветков. Так как ген красной окраски доминирует над геном

белой, то все гибриды первого поколения оказываются красноцветковыми.

Гибриды первого поколения, однородные с красноцветковыми по *фенотипу* (внешнему виду, видимым признакам), в своем *генотипе* (наследственной основе) несут гены, обуславливающие развитие разнородных по окраске цветков — красных и белых.

При образовании гамет любая из них может получить или доминантный ген *A*, или рецессивный ген *a*. Соединение гамет с генами *A* и *a* в гибридном организме не вызвало их смещения или слияния. Гены *A* и *a* в гаметах, образуемых гибридными организмами первого поколения, остаются такими же отдельностями, какими они были у исходных родительских форм. В этом и заключается чистота гамет в отношении одной пары аллельных генов.

Г. Мендель не связывал наследственные факторы и процесс их распределения при образовании гамет с какими-либо конкретными материальными структурами клетки и процессами клеточного деления. Последующее развитие генетики показало, что в гипотезе чистоты гамет задолго до создания хромосомной теории наследственности было предугадано существование генов и механизма мейоза.

Было установлено, что гены одной пары признаков находятся в одинаковых точках гомологичных хромосом. Такие гены получили название аллельных. Понятие аллельности — одно из важнейших. В генетике оно имеет такое же значение, как понятие валентности в химии. Явления наследственности могут быть поняты и объяснены только на основании представления об аллельности дискретных наследственных единиц (генов). Материальной основой распределения аллельных генов при образовании гамет является процесс мейоза.

Высказанная Г. Менделем гипотеза чистоты гамет не только не потеряла с течением времени своего значения, но стала одним из важнейших законов генетики. Закон чистоты гамет оказал огромное влияние на утверждение и дальнейшее развитие эволюционного учения Дарвина. «Самым важным результатом в этом смысле, — писал К. А. Тимирязев, — является, конечно, тот факт, что признаки не сливаются, не складываются и не делятся, не стремятся стусеваться, а сохраняются неизменными, распределяясь между различными потомками»\*.

## МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Исходя из положения закона чистоты гамет, рассмотрим явление доминирования, правило единообразия гибридов первого поколения и расщепления их во втором поколении на примере моногибридного скрещивания красноцветкового гороха с белоцветковым.

---

\* К. А. Тимирязев. Сочинения, т. VII. М., Сельхозгиз, 1939, с. 234.

Родительские формы P	♀ AA красноцветковые	×	♂ aa белоцветковые
Гаметы	A		a
Первое поколение F <sub>1</sub>	Aa красноцветковые		
Гаметы	A, a		
Второе поколение F <sub>2</sub>	AA Aa Aa красноцветковые		aa белоцветковые

Гибриды F<sub>1</sub> в соответствии с правилом единообразия все красноцветковые, но они образуют и яйцеклетки и спермии двух типов A и a. При оплодотворении на основе равновероятного сочетания двух типов гамет получается три типа зигот: AA, Aa и aa. Красная окраска цветков доминирует над белой, поэтому в F<sub>2</sub> происходит расщепление в отношении: 3 красноцветковых: 1 белоцветковое. Белоцветковые растения F<sub>2</sub> при дальнейшем размножении будут давать только белоцветковое потомство. Все они оказываются одинаковыми и по внешнему виду (фенотипу) и по своей наследственной структуре (генотипу).

Цитологические основы моногибридного скрещивания показаны на рисунке 19. Во время мейоза у гибридного растения F<sub>1</sub> материнские хромосомы, несущие доминантный ген, и отцовские хромосомы, несущие рецессивный ген, расходятся в дочерние клетки независимо друг от друга, и поэтому при случайном соединении гамет во время оплодотворения образуется три типа зигот.

Половина из них будет гибридной, 1/4 воспроизведет материнский тип и 1/4 — отцовский. Красноцветковые растения F<sub>2</sub> одинаковы по фенотипу, но различны по генотипу: 1/3 их имеет два одинаковых доминантных гена (AA), 2/3 — по одному доминантному и по одному рецессивному гену (Aa).

Организмы, содержащие в соматических клетках два доминантных или два рецессивных гена данной аллельной пары (AA или aa), называются гомо-

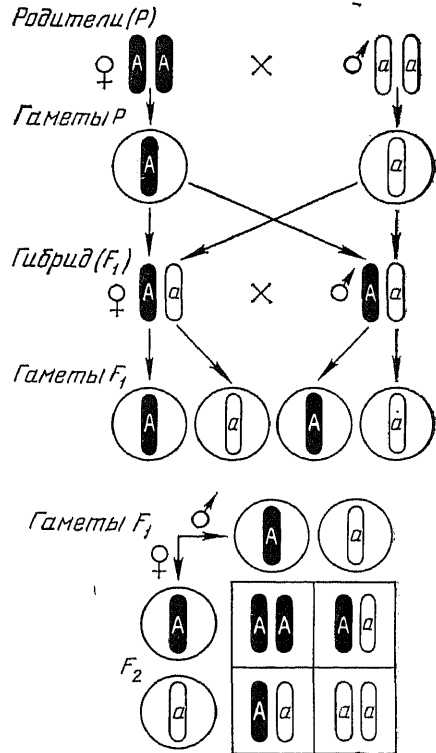


Рис. 19. Схема, показывающая поведение пары гомологичных хромосом при моногибридном скрещивании.

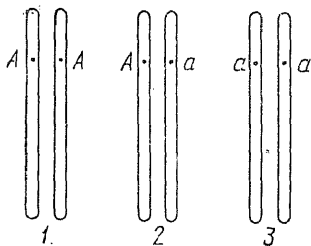


Рис. 20. Схема гомозиготности и гетерозиготности по одной паре аллелей:

1 — гомозиготность по доминантному гену; 2 — гетерозиготность; 3 — гомозиготность по рецессивному гену.

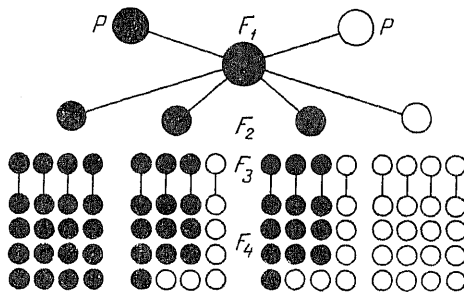


Рис. 21. Размножение гомозиготных и гетерозиготных форм при моногибридном скрещивании.

Темными кружками обозначены организмы с доминантным признаком, светлыми — с рецессивными.

*зиготными* (от греч. *homos* — одинаковый и *зигота*), а организмы, содержащие разные гены данной аллельной пары, *гетерозиготными* (от греч. *heteros* — различный и *зигота*) (рис. 20). Гомозиготные особи при размножении не дают расщепления в последующих поколениях, гетерозиготные формы продолжают расщепляться (рис. 21).

При полном доминировании число классов гибридных организмов в  $F_2$  по фенотипу и генотипу не совпадает. В моногибридных скрещиваниях по фенотипу выделяется два класса (например, красноцветковые и белоцветковые особи), а по генотипу — три класса в отношении 1:2:1 (особи с генетической структурой  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ).

При неполном доминировании наблюдается совпадение числа классов по фенотипу и генотипу. Это хорошо можно наблюдать в скрещивании красноцветковой и белоцветковой форм львиного зева: гибриды  $F_1$  имеют генотип  $Aa$  и розовую окраску цветков, в  $F_2$  в результате расщепления получают формы:

$AA$	$Aa$	$aa$
красноцветковые	: розовоцветковые	: белоцветковые
1	2	1

Трем классам особей по фенотипу (с красными, белыми и розовыми цветками) соответствует три класса особей по генотипу ( $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ). Следовательно, и по фенотипу и по генотипу расщепление идет в отношении 1:2:1.

**Гаметическое расщепление и тетрадный анализ.** Расщепление по одной паре аллельных признаков в отношении 3:1 или 1:2:1 — результат случайного распределения гамет, образуемых материнскими клетками. У растений при микроспорогенезе после двух делений мейоза формируется тетрада, состоящая из четырех микроспор с гаплоидным числом хромосом. Если диплоидная материн-

ская клетка была гетерозиготна по одной паре аллелей  $Aa$ , из нее образуются гаплоидные микроспоры в отношении  $1A:1a$ . Достоверность этого допущения у некоторых растений можно проверить путем микрофотографирования. Например, у кукурузы пара аллельных генов одновременно определяет восковой или крахмалистый эндосперм семени и соответственно такие же типы пыльцевых зерен. Если пыльцу гетерозиготного по этим признакам растения обработать йодом, то на микрофотографии можно хорошо наблюдать более темноокрашенные «крахмалистые» и более светлые «восковые» зерна. Расчет показывает, что распределение пыльцевых зерен на «крахмалистые» и «восковые» точно соответствует отношению  $1:1$ .

У покрытосеменных растений учесть каждую образовавшуюся из материнской клетки тетраду микроспор нельзя, так как зрелые пыльцевые зерна вместе не удерживаются и распадаются. Однако у мхов и некоторых низших грибов можно видеть расщепление в каждой отдельной тетраде. Особенно хорошо его можно наблюдать у гриба *Neurospora crassa*.

Метод, в результате применения которого устанавливается расщепление гамет в процессе двух делений мейоза, получил название *тетрадного анализа*. Тетрадный анализ позволил доказать, что расщепление гибридов в определенном числовом отношении, установленное Г. Менделем, представляет собой закономерное биологическое явление, в основе которого лежит механизм мейоза.

**Взаимные (реципрокные), анализирующие и возвратные скрещивания.** При гибридологическом анализе и в практической селекции применяют взаимные, анализирующие и возвратные скрещивания. Ознакомиться с ними лучше всего на примере моногибридного скрещивания.

При скрещивании красноцветкового гороха с белоцветковым первый можно взять в качестве материнского растения, а второй — отцовского. Для этого кастрированные цветки красноцветковых растений опыляют пылью белоцветковых. Но можно их поменять местами. Тогда кастрировать нужно белоцветковые растения и опылять их пылью красноцветковых. Это прямые и обратные, или реципрокные, скрещивания.

*Взаимными*, или *реципрокными* (от лат. *reciprocus* — взаимный), называют скрещивания между двумя родительскими формами  $AA$  и  $aa$ , в одной из которых  $AA$  является материнской формой, а в другой — отцовской. Формула реципрокных скрещиваний: ♀  $AA \times \sigma aa$  и ♀  $aa \times \sigma AA$ . В данном примере и в том и в другом случае гибриды  $F_1$  будут иметь красную окраску цветков. Аналогичные результаты получают в подавляющем числе случаев у различных организмов. Однако иногда результат скрещивания зависит от того, в качестве материнского или отцовского растения берут при скрещивании ту или иную исходную форму. Например, при скрещивании двух сортов озимой пшеницы, имеющих различную зимостойкость, это свойство лучше развивается у гибридов в том случае, если более зимостойкий сорт был материнской фор-

мой. При скрещивании некоторых сортов ячменя отмечается склонность гибридов  $F_1$  уклоняться в сторону материнского сорта по крупности зерна, энергии прорастания семян и активности  $\alpha$ -амилазы. Большие различия у реципрочных гибридов часто наблюдаются при отдаленной гибридизации. Они касаются степени завязывания семян и многих других особенностей и признаков.

При полном доминировании в  $F_2$  особи разной генетической структуры по фенотипу между собой неразличимы. Если необходимо выяснить их генотипическую структуру, прибегают к анализирующим скрещиваниям.

*Анализирующими* называют такие скрещивания, когда какое-либо растение гибридного поколения скрещивают с рецессивной гомозиготной по этому же гену исходной родительской формой. Значение их покажем на следующем примере.

При скрещивании двух красноцветковых растений гороха, имеющих генотипы  $AA$  и  $Aa$ , с белоцветковым растением получают различные результаты. Скрещивание  $AA \times aa$  дает только красноцветковое потомство (получается один тип зигот), скрещивание  $Aa \times aa$  дает половину красноцветковых и половину белоцветковых растений (получается два типа зигот —  $Aa$  и  $aa$ ). В данных схемах анализирующих скрещиваний мы заранее выписали генотипы анализируемых особей  $F_2$ . Для объяснения вопроса это и нельзя было сделать иначе. Фактически анализ генотипов ведется на основе характера потомства: если все особи, полученные от анализирующего скрещивания, красноцветковые, то анализируемый генотип имеет структуру  $AA$ ; если половина растений красноцветковые и половина белоцветковые, то в этом случае был генотип  $Aa$ .

Скрещивания между гибридной особью и одной из родительских форм называют *возвратными*, или *насыщающими*, скрещиваниями (*беккроссами*). Например, если гибрид  $Aa$  получен от скрещивания  $AA \times aa$ , то скрещивания типа  $Aa \times AA$  или  $Aa \times aa$  будут возвратными. Такие скрещивания применяют, когда хотят усилить в гибриде проявление признаков какой-либо родительской формы. Особенно широко их используют в современной селекции при выведении сортов, устойчивых к болезням, создании стерильных аналогов и восстановителей фертильности. В подавляющем большинстве случаев результаты могут быть предсказаны заранее и повторно воспроизведены.

## **ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ И ПРАВИЛО НЕЗАВИСИМОГО КОМБИНИРОВАНИЯ ГЕНОВ**

Проводя дигибридное скрещивание гороха, Г. Мендель установил еще одну важную закономерность наследования, получившую название *независимого комбинирования генов*. Он скрещивал горох, имеющий желтые круглые семена, с горохом, у которого семена были зелеными и морщинистыми. Все гибридные растения первого поколения сохраняли единообразие: они имели желтые и круглые семена. Во втором поколении расщепление носило более



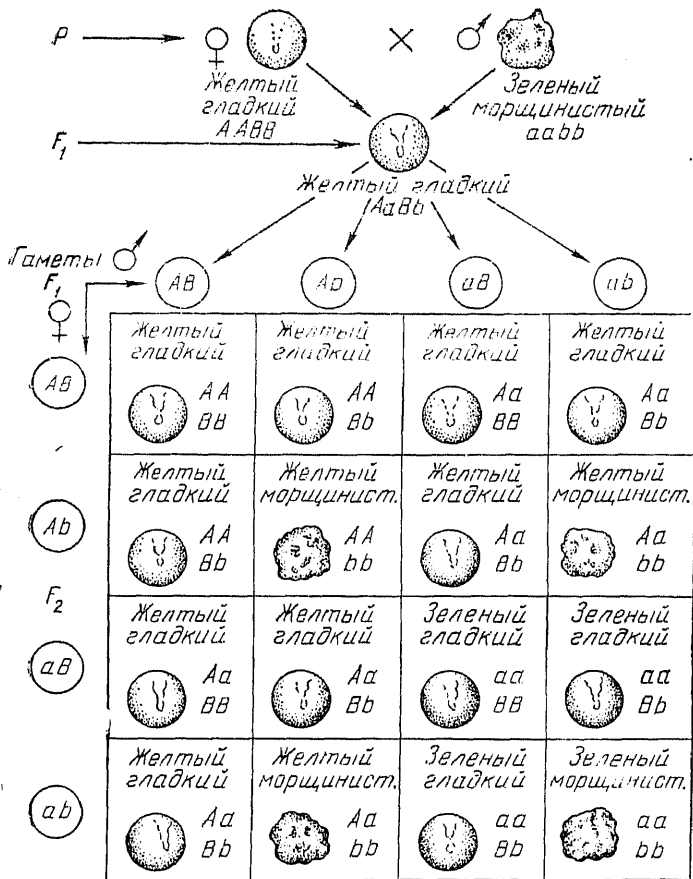


Рис. 22. Расщепление и независимое комбинирование признаков в  $F_2$  при дигибридном скрещивании у гороха.

сложный характер, чем при моногибридном скрещивании: из общего количества (556) полученных семян 315 были желтые круглые, 101 — желтые морщинистые, 108 — зеленые круглые и 32 — зеленые морщинистые. Эти цифры почти точно соответствуют кратному отношению 9 : 3 : 3 : 1.

Сущность явлений при дигибридном скрещивании заключается в следующем.

В зиготу, из которой развивается гибридное растение  $F_1$ , вносятся четыре гена: желтой окраски ( $A$ ) и округлой формы семян ( $B$ ) от одной родительской формы и зеленой окраски ( $a$ ) и морщинистой формы семян ( $b$ ) от другой. Такое растение будет дважды-, или дигетерозиготным. Все возможные сочетания указанных генов дадут у него четыре типа яйцеклеток и спермиев:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$ . Для расчета сочетаний разных типов гамет и определения

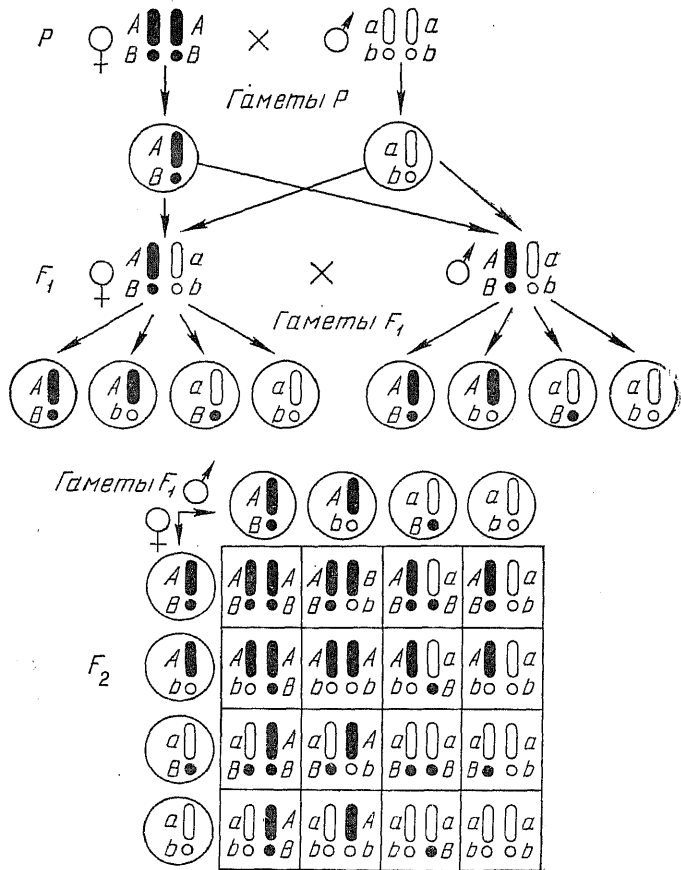


Рис. 23. Схема, показывающая поведение двух пар гомологичных хромосом при дигибридном скрещивании.

результатов расщепления обычно пользуются так называемой решеткой, или таблицей, Пеннета (рис. 22), названной по имени предложившего этот прием английского генетика.

По вертикальной линии расчерченной в клетку таблицы наносят типы яйцеклеток, а по горизонтальной — типы спермиев. На пересечении линий, ведущих от обозначений обоих типов гамет, выписывают сначала гены одной аллельной пары, а затем другой. Так определяют генотипы и соответствующие им фенотипы гибридов при всех возможных сочетаниях яйцеклеток и спермиев. Цитологические основы дигибридного скрещивания показаны на рисунке 23.

Во время мейоза у гибридного растения  $F_1$  две материнские хромосомы, несущие неаллельные доминантные гены, и две отцовские хромосомы, несущие неаллельные рецессивные гены, расхо-

дятся в дочерние клетки независимо друг от друга. Поэтому при случайном соединении гамет во время оплодотворения образуется девять типов генотипически различных зигот. Только два из них воспроизведут исходные родительские генотипы, остальные же семь будут иметь различные сочетания хромосом с доминантными и рецессивными генами. Анализ данных, полученных при расщеплении гибридов  $F_2$  в дигибридном скрещивании, дает следующие результаты.

1. По фенотипу гибриды  $F_2$  образуют четыре класса и распределяются в числовом соотношении: 9 желтых круглых : 3 желтых морщинистых : 3 зеленых круглых : 1 зеленый морщинистый.

2. Распределение тех же гибридов по генотипу дает девять классов в отношении: 4  $AaBb$  : 2  $AABb$  : 2  $AaBB$  : 2  $Aabb$  : 2  $aaBb$  : 1  $AABB$  : 1  $AAbb$  : 1  $aaBB$  : 1  $aabb$ .

3. Гены каждой аллельной пары ( $A - a$  и  $B - b$ ) распределяются, как и при моногибридном скрещивании, в отношении 1 : 2 : 1 (4  $AA$  : 8  $Aa$  : 4  $aa$  и 4  $BB$  : 8  $Bb$  : 4  $bb$ ).

4. В соответствии с этим и распределение классов по фенотипу по каждой паре аллелей идет в отношении 3 : 1 (12 желтых : 4 зеленых и 12 круглых : 4 морщинистых).

5. Окраска и форма семян у гибридов  $F_2$  сочетаются не только в тех комбинациях, которые были у родительских форм, но и во всех других возможных комбинациях. Благодаря этому во втором поколении получают гибриды, сочетающие признаки обеих родительских форм (растения с желтыми морщинистыми и с зелеными гладкими семенами), т. е. идет новообразование.

6. Числовые отношения распределения классов по фенотипу и генотипу при скрещивании организмов, различающихся по двум аллелям, являются результатом произведения числовых отношений по каждой из аллельных пар. Так,  $(3 : 1) \times (3 : 1) = 9 : 3 : 3 : 1$  и  $(1 : 2 : 1) \times (1 : 2 : 1) = 1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1$ . Это положение верно для любого числа аллелей.

Правильность своих выводов о независимом комбинировании генов при дигибридном скрещивании Г. Мендель проверил путем анализирующего скрещивания гибридных растений  $F_1$ , имевших генотип  $AaBb$  с отцовским растением — гомозиготной рецессивной формой по обоим парам генов ( $aabb$ ). В результате такого скрещивания  $AaBb \times aabb$  получилось четыре типа форм:  $AaBb$  (желтые круглые),  $Aabb$  (желтые морщинистые),  $aaBb$  (зеленые круглые) и  $aabb$  (зеленые морщинистые).

В каждой из этих групп было одинаковое число особей. Так как во всех четырех скрещиваниях от отцовского сорта передавались одинаковые гаметы —  $ab$ , то равное число особей во всех четырех группах анализирующего скрещивания является результатом того, что гибриды  $F_1$  ( $AaBb$ ) образовали яйцеклетки  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$  в равных количествах, а это возможно только на основе независимого комбинирования генов.

Независимое комбинирование генов и основанное на нем расщепление в  $F_2$  в отношении 9 : 3 : 3 : 1 установлено для большого

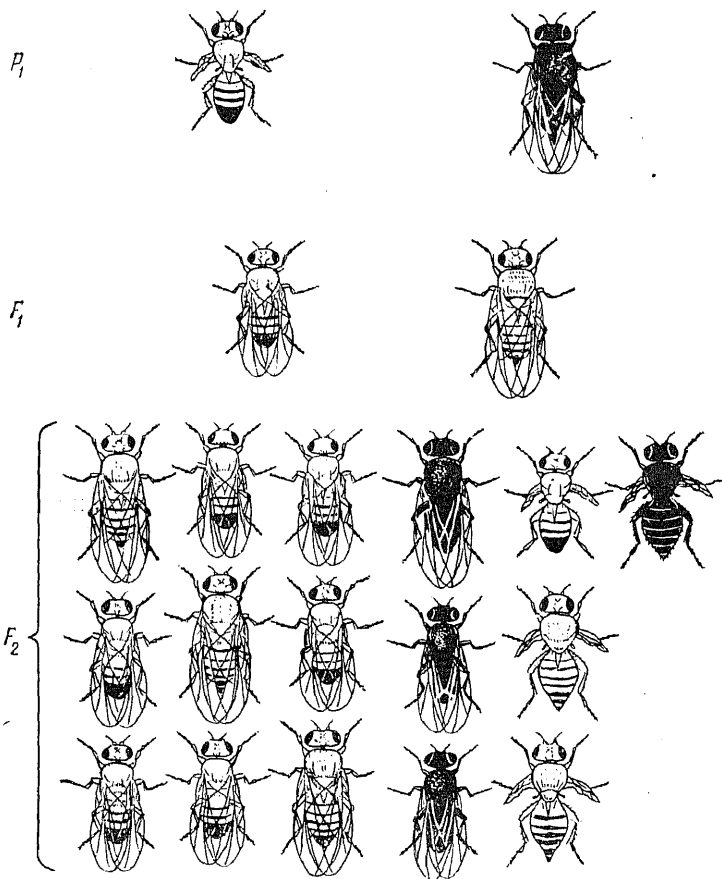


Рис. 24. Независимое комбинирование генов и расщепление в  $F_2$  при дигибридном скрещивании у дрозофил.

числа животных и растений. На рисунке 24 показано расщепление при скрещивании особей дрозофилы, имеющих рудиментарные крылья и серое тело и длинные крылья и черное тело. Длиннокрылая муха с черным телом была скрещена с самцом, имеющим серое тело и короткие крылья. Все особи  $F_1$  имели доминантные признаки серого тела и длинных крыльев. При скрещивании двух особей  $F_1$  между собой они дают в  $F_2$  потомство, расщепляющееся в отношении 9 серых длинокрылых : 3 черных длинокрылых : 3 серых короткокрылых : 1 черная короткокрылая.

Следует иметь в виду, что расщепление  $F_2$  при дигибридном скрещивании в отношении 9 : 3 : 3 : 1 наблюдается только при полном доминировании по обоим парам аллельных генов. При неполном доминировании или доминировании по одному признаку гетерозиготные особи будут отличаться от гомозиготных и число фено-

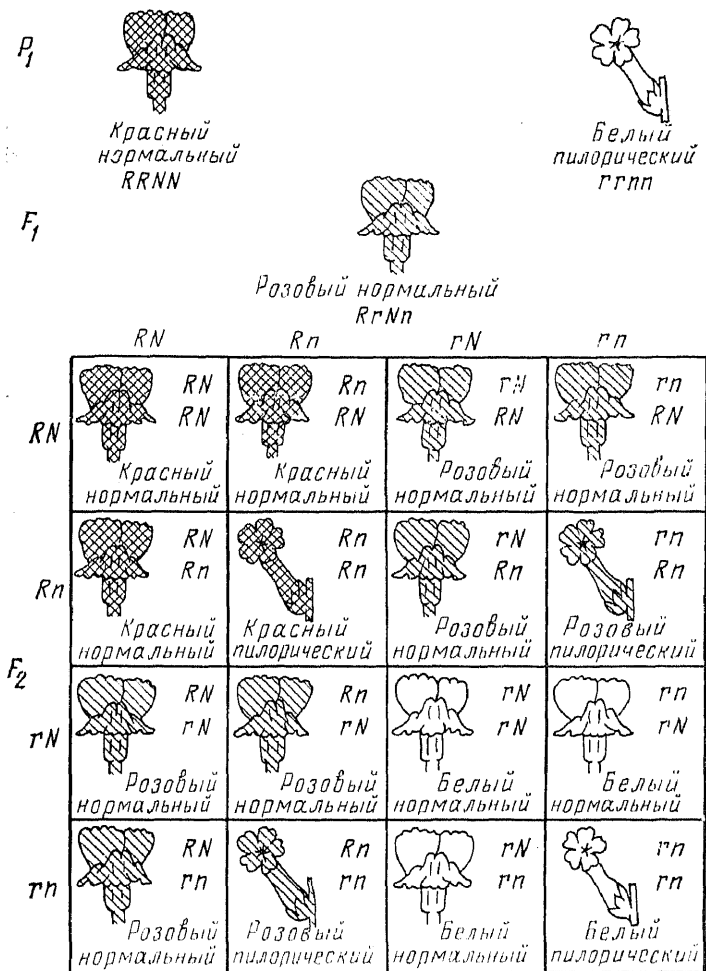


Рис. 25. Скрещивание львиного зева с разной формой и окраской цветков.

типических классов в  $F_2$  увеличится. Покажем это на примере скрещивания двух форм львиного зева, имеющих красные нормальные и белые пилорические цветки (рис. 25). У этого растения по окраске цветков наблюдается неполное доминирование, а нормальная форма цветка доминирует над пилорической. Гибриды  $F_1$  будут иметь нормальную форму и розовую окраску цветков, в  $F_2$  произойдет расщепление в отношении 3 красных нормальных : 6 розовых нормальных : 2 розовых пилорических : 1 красный пилорический : 3 белых нормальных : 1 белый пилорический. Так как при полном доминировании распределение генов при образовании гамет

остается независимым, число и соотношение классов по генотипу такое же, как и при полном доминировании, т. е. 4:2:2:2:2:1:1:1:1.

Следовательно, гены различных аллельных пар и определяемые ими признаки передаются в поколениях независимо друг от друга во всех возможных сочетаниях. Это положение и составляет правило независимого комбинирования генов, установленное впервые Г. Менделем.

Из всего сказанного о поведении хромосом и находящихся в них генов вытекают следующие положения.

1. Хромосомы и находящиеся в них гены наследуются как отдельные независимые единицы.

2. Все хромосомы и гены, входящие в генотип особи, присутствуют в ее клетках всегда попарно (гомологичные хромосомы и аллельные гены). При этом один член пары хромосом и генов приносится в зиготу одной родительской формой, а второй — другой формой.

3. В каждой гамете может быть только по одной гомологичной хромосоме и по одному гену аллельной пары.

4. Различные пары хромосом во время мейоза распределяются между гаметами независимо друг от друга и совершенно случайно. Точно так же наследуются и находящиеся в этих хромосомах гены.

В результате гибридизации возникают константные формы с новым сочетанием нужных признаков. Они используются в селекционной работе для создания сортов.

## **СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ РАСЩЕПЛЕНИЯ**

Проявление при расщеплении всех фенотипических классов в соотношениях, характерных для того или иного вида скрещивания, основано на процессах мейоза и оплодотворения. Оно связано с равновероятным образованием разных гамет и осуществлением всех теоретически возможных при данном типе скрещивания их сочетаний. Однако совпадение фактически полученного расщепления с теоретически ожидаемым зависит от ряда причин. Прежде всего на него влияет число анализируемых гибридных растений (размер выборки). Вероятность случайных отклонений от ожидаемого расщепления возрастает с уменьшением числа особей в анализируемом потомстве. Например, расщепление в отношении 9:3:3:1, если число растений  $F_2$  меньше 16, вообще неосуществимо. Кроме того, под действием внутренних и внешних факторов некоторые признаки могут не проявляться, а часть зигот погибать.

Расщепление признаков в гибридных поколениях — явление биологическое. Но проявление его всегда носит статистический характер. Поэтому при анализе результатов расщепления нужно знать, является ли обнаруженное отклонение от теоретически ожидаемых величин закономерным следствием каких-либо причин или они случайны. Статистическая оценка расхождений, наблюдаемых между эмпирическими и теоретически ожидаемыми резуль-

татами расщепления, производится с помощью критерия соответствия  $\chi^2$  (хи-квадрат), предложенного в 1901 г. известным английским статистиком К. Пирсоном. Критерий хи-квадрат используют для проверки нулевой гипотезы, т. е. предположения, что между фактически полученными и вычисленными для данного вида скрещивания теоретическими данными нет достоверной разницы. С помощью  $\chi^2$  устанавливают, соответствуют ли фактически полученные частоты фенотипических классов тем теоретическим значениям, по которым они вычислены.

Хи-квадрат — сумма квадратов отклонений эмпирических частот от теоретических, отнесенная к теоретическим частотам. Его вычисляют по формуле:

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q},$$

где  $d^2$  — квадрат отклонений наблюдаемой частоты каждого фенотипа от теоретически ожидаемой  $q$ ;  $\Sigma$  — знак суммирования.

Для нахождения величины хи-квадрат нужно:

1) по каждому фенотипическому классу вычислить разницу между фактическими и вычисленными частотами  $p-q=d$ ;

2) возвести разницу в квадрат и отнести ее к вычисленным частотам для каждого класса;

3) суммировать полученные отношения  $\frac{d^2}{q}$  для всех фенотипических классов.

Если  $\Sigma(p-q) = 0$ , то  $\chi^2 = 0$ . Это указывает на полное соответствие фактически полученных частот фенотипических классов теоретически ожидаемым. Если хи-квадрат не равен нулю, то оценка его значимости производится с помощью специальной таблицы (табл. 3).

В этой таблице содержатся стандартные теоретические значения хи-квадрат для трех уровней значимости — 0,05, 0,01 и 0,001 и десяти степеней свободы. Если хи-квадрат в эксперименте меньше стандартного его значения при данном числе степеней свободы,

3. Стандартные значения  $\chi^2$  при разных степенях свободы (по Р. Фишеру с сокращениями)

Число степеней свободы $df$	Вероятность ( $P$ )		
	0,05	0,01	0,001
1	3,84	6,63	10,83
2	5,99	9,21	13,82
3	7,81	11,34	16,27
4	9,49	13,28	18,47
5	11,07	15,09	20,50
6	12,59	16,81	22,50
7	14,07	18,48	24,30
8	15,51	20,09	26,10
9	16,92	21,67	27,90
10	18,31	23,31	29,60

расхождение между фактическими и теоретически ожидаемыми частотами носит случайный характер и нулевая гипотеза сохраняется. Если хи-квадрат в эксперименте больше стандартного, нулевая гипотеза отвергается. Если полученное значение хи-квадрат превышает то, которое находится в графе с вероятностью 0,05 при данном числе степеней свободы, то только в пяти случаях из 100 (5%) нулевая гипотеза может быть правильной. Когда требуется особенно высокая точность гибридологического анализа, принимаются 1%-ный или 0,1%-ный уровни значимости, которым соответствуют вероятности 0,01 и 0,001. При этом нулевая гипотеза сохраняет свою правильность соответственно в одном случае из 100 или из 1000. Следовательно, вероятность, которой пренебрегают при оценке хи-квадрат или любого другого статистического показателя, выражается принятым в исследовании *уровнем значимости*. Вероятность же обратных случаев, когда гипотеза заслуживает доверия, называется *доверительной вероятностью*.

Уровни значимости и доверительные вероятности обозначаются одной и той же буквой  $P$ . Например, 5%-ный уровень значимости обозначается  $P_{0,05}$ , а соответствующая ему доверительная вероятность —  $P_{0,95}$ . Если  $P \geq 0,05$  или  $P < 0,95$  — нулевая гипотеза сохраняется, когда же  $P < 0,05$  или  $P \geq 0,95$ , она отвергается. Связь между названными показателями может быть представлена так:

Уровни значимости ( $P$ )	Доверительные вероятности ( $P$ )
0,05	0,95
0,01	0,99
0,001	0,999

Для определения по таблице стандартного значения хи-квадрат нужно установить в данном опыте число степеней свободы. Число степеней свободы — общее число классов, по которым вычисляются соответствующие показатели, уменьшенное на единицу. В общем виде его можно определить как число свободно варьирующих членов совокупности. Так, если из 80 черных и белых зерен фасоли  $F_2$  60 черные, а 20 белые, то частота любого из этих двух классов фенотипов находится свободно путем прямого подсчета, частота же другого класса связана и находится как разность между общим числом семян и их количеством в том или ином классе. Например, при полном доминировании в моногибридном скрещивании в  $F_2$  образуется два класса фенотипов. Один из них находится свободно, второй же оказывается связанным с первым, и, следовательно, число степеней свободы  $df = 2 - 1 = 1$ . При неполном доминировании в моногибридном скрещивании трем классам генотипов ( $AA : Aa : aa$ ) соответствуют три класса фенотипов: два любых из них берутся свободно, а третий зависимый:  $df = 3 - 1 = 2$ . В дигибридном скрещивании при полном доминировании  $df = 4 - 1 = 3$ .

Приведенные примеры говорят о том, что при расщеплении один из классов вариационного ряда не имеет степеней свободы.



4. Анализ расщепления в  $F_2$  у гороха методом хи-квадрат при моногибридном скрещивании

Данные	Растения с лилово-красными цветками	Растения с белыми цветками	Сумма
Экспериментальные ( $p$ )	705	224	929
Теоретически ожидаемые ( $q$ ) при расщеплении 3 : 1	697	232	929
Отклонение экспериментальных данных от теоретически ожидаемых ( $d$ )	+8	-8	0
Квадрат отклонения ( $d^2$ )	64	64	—
Отношение квадрата отклонения к теоретически ожидаемым данным $\left(\frac{d^2}{q}\right)$	$\frac{64}{697} = 0,092$	$\frac{64}{232} = 0,276$	0,368

В следующих примерах показано применение критерия соответствия хи-квадрат при анализе результатов расщепления.

В опытах Г. Менделя при скрещивании сортов гороха, различающихся по окраске цветков, в первом поколении гибридов доминировала красная окраска, белая же оказалась рецессивным признаком. В гибридной популяции второго поколения из общего числа 929 растений 705 дали красные цветки, а 224 растения имели белую окраску. Полученное соотношение растений (3,15:1) приближается к моногибридной схеме расщепления (3:1).

Для оценки совпадения экспериментально полученных и теоретически ожидаемых данных применим критерий хи-квадрат.

Теоретически ожидаемые данные получают путем умножения суммы (929) на  $\frac{3}{4}$  и  $\frac{1}{4}$  (пропорционально соотношению 3:1). Сумма квадратов отклонений, деленная на теоретически ожидаемую величину, представляет собой хи-квадрат.

В рассматриваемом примере (табл. 4) критерий

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,092 + 0,276 = 0,37.$$

Полученную величину  $\chi^2$  сравниваем с табличной. Табличные значения хи-квадрат в нашем примере при  $df$ , равном 1, составляют 3,84 при уровне значимости 0,05 и 6,63 при уровне значимости 0,01 (см. табл. 3).

Следовательно, данные, полученные в эксперименте, соответствуют моногибридной схеме расщепления 3:1, так как вычисленная величина  $\chi^2$  (0,37) меньше табличной.

Расщепление по дигибридной схеме можно рассмотреть на примере скрещивания двух форм пшеницы (табл. 5).

В данном случае вычисленное значение  $\chi^2$  (19,29) больше табличных значений ( $\chi^2_{0,05} = 7,81$ ;  $\chi^2_{0,01} = 11,34$ ). Следовательно, экспериментально полученные данные не соответствуют теоретически ожидаемым при расщеплении по дигибридной схеме.

5. Анализ расщепления в  $F_2$  у пшеницы по окраске и остистости колоса методом  $\chi^2$  при дигибридном скрещивании

Данные	Колосья				Сумма
	красные безостые	красные остистые	белые безостые	белые остистые	
Экспериментальные ( $p$ )	1028	375	274	130	1807
Теоретические ( $q$ ) при 9:3:3:1	1017	339	339	112	1807
Отклонения ( $d$ )	11	36	-65	18	0
Квадрат отклонения ( $d^2$ )	121	1296	4225	324	—
Отношение квадрата отклонения к теоретическим данным ( $\frac{d^2}{q}$ )	0,119	3,820	12,463	2,893	19,295

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,119 + 3,820 + 12,463 + 2,893 = 19,29.$$

**ПОЛИГИБРИДНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ  
И НАСЛЕДОВАНИЕ  
ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ**

**Полигибридные скрещивания.** Скрещивания особей, различающихся по трем и более парам аллельных признаков, называются полигибридными. Они дают более сложную картину расщепления по сравнению с дигибридными скрещиваниями, но подчиняются тем же закономерностям наследования. Если скрестить растение гороха, имеющее круглые желтые семена и красные цветки, с растением, у которого морщинистые зеленые семена и белые цветки, то в  $F_1$  в соответствии с явлением доминирования все гибриды будут похожи на материнское растение, а в  $F_2$  произойдет сложное расщепление. Обозначим гены, определяющие форму семян,  $A—a$ , цвет семенной кожуры —  $B—b$ , окраску цветков —  $C—c$ . Тогда генотип одного растения будет иметь формулу  $AABbCC$ , другого —  $aabbcc$ , а генотип гибридов  $F_1$  —  $AaBbCc$ . Эти гибридные растения образуют восемь типов гамет:  $ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc$ .

При случайном сочетании в результате самоопыления восьми типов яйцеклеток с восемью типами спермиев в  $F_2$  получится 64 комбинации зигот. По фенотипу особи  $F_2$  могут быть разделены на восемь различных групп в отношении: 27 ( $A—B—C$ ) : 9 ( $A—B—c$ ) : 9 ( $A—b—C$ ) : 9 ( $a—B—C$ ) : 3 ( $A—b—c$ ) : 3 ( $a—B—c$ ) : 3 ( $a—b—C$ ) : 1 ( $a—b—c$ ). Расщепление по фенотипу в отношении 27:9:9:9:3:3:3:1 является закономерным следствием независимого распределения генов при тригибридном скрещивании.

Очевидно, числовые отношения распределения классов по фенотипу и генотипу в этом тригибридном скрещивании могут быть

получены как произведения числовых отношений по каждой из аллельных пар. Так, произведение  $(3A : 1a) \times (3B : 1b) \times (3C : 1c)$  даст ряд, состоящий из восьми фенотипов:  $27 (A-B-C) : 9 (A-B-c) : 9 (A-b-C) : 9 (a-B-C) : 3 (A-b-c) : 3 (a-B-c) : 1 (a-b-c)$ . Точно так же произведение  $(A : 2Aa : a) \times (B : 2Bb : b) \times (C : 2Cc : c)$  даст ряд, состоящий из 27 генотипов.

В семи из восьми групп (кроме группы  $a-b-c$ ) особи, кажущиеся совершенно одинаковыми по внешнему виду, могут быть генотипически различными. При самоопылении они в следующем поколении будут давать различное потомство. Восемь фенотипическим классам  $F_2$  соответствует 27 генотипических классов. Фенотипически одинаковые растения с круглыми желтыми семенами и окрашенными цветками, составляющие  $27/64$  всего потомства, разделяются по генотипу на восемь классов, каждый из которых дает потомство, отличающееся от всех остальных.

Число возможных комбинаций гамет и число классов по фенотипу и генотипу можно определить, не прибегая к составлению решетки Пеннета, а пользуясь таблицей 6. Для этого должно быть известно, по скольким парам аллеломорфных признаков различаются скрещиваемые формы.

Числовые отношения, установленные Г. Менделем при образовании гамет, и распределение классов по фенотипу и генотипу являются следствием случайного распределения равновероятных сочетаний. Соединение гамет с различными генами во время оплодотворения происходит совершенно случайно и подчиняется законам теории вероятностей. Поэтому чем больше гибридных особей, тем сильнее фактически полученные данные будут приближаться к теоретически ожидаемым.

При небольшом объеме скрещиваний и числе выращиваемых потомств возможны значительные отклонения. Так, в опытах Г. Менделя в зависимости от числа анализированных растений были получены следующие результаты. По наследованию формы семян: с 253 гибридных растений собрали 7324 семени, из них круглых 5474 и морщинистых 1850. Следовательно, отношение первых ко вторым равнялось  $2,96 : 1$ . По наследованию окраски семядолей: с 258 гибридных растений получили 8023 семени, из них желтых 6022 и зеленых 2001. Отношение первых ко вторым равнялось  $3,01 : 1$ . В то же время у отдельных, подряд бравшихся растений это отношение сильно отличалось от  $3 : 1$ . У некоторых растений пара признаков проявлялась в следующих крайних отношениях: по форме семян — 43 круглых и 2 морщинистых и 14 круглых и 15 морщинистых, по окраске семядолей — 32 желтых и 1 зеленое и 20 желтых и 19 зеленых.

Изучая явление расщепления, И. В. Мичурин пришел к выводу, что результаты его могут быть разными у многолетних плодовых и однолетних травянистых растений: «...в гибридах между собой чистых видов ржи, пшеницы, овса, гороха, проса и т. п. «явление расщепления на производителей» считаю вполне возмож-

6. Число классов гибридных особей по фенотипу и генотипу и характер расщепления в  $F_2$  при различном числе пар признаков (полное доминирование)

Скрещивание	Число пар признаков различающихся родителей	Число образующихся гамет	Число возможных комбинаций гамет	Число классов		Числовое отношение классов по фенотипу
				по фенотипу	по генотипу	
Моногибридное	1	$2^1=2$	$2^1=2$	$2^1=2$	$2^1=2$	3:1
Дигибридное	2	$2^2=4$	$2^2=4$	$2^2=4$	$2^2=4$	9:3:3:1
Тригибридное	3	$2^3=8$	$2^3=8$	$2^3=8$	$2^3=8$	27:9:9:9:3:3:3:1
Тетрагибридное	4	$2^4=16$	$2^4=16$	$2^4=16$	$2^4=16$	81:27:27:27:27:9:9:9:9:9:9:3:3:3:1
Полигибридное	$n$	$2^n$	$2^n$	$2^n$	$2^n$	$(3:1)^n$

ным. Здесь, конечно, применимы законы Менделя во многих их деталях». При изучении же процесса расщепления и комбинирования признаков у многолетних растений он считал совершенно необходимым учитывать их сложную гибридную природу и влияние на сеянцы ряда условий, под действие которых они попадают в течение развития.

Г. Мендель установил важнейшие закономерности наследственности организмов и вскрыл дискретную (прерывную) природу ее. Доказав возможность наследования одного признака независимо от других, он тем самым показал, что наследственность дискретна, делима, и генотип состоит из отдельных единиц, определяющих отдельные признаки и относительно независимых друг от друга. Принцип дискретности наследственности лежит в основе всех современных методов селекции: сложной ступенчатой гибридизации, индивидуального отбора, насыщающих скрещиваний, получения гетерозисных гибридов, методов создания стерильных аналогов и восстановителей фертильности и т. д.

**Наследование при взаимодействии генов.** Правильность установленных Г. Менделем закономерностей наследственности была подтверждена после 1900 г. в многочисленных опытах по изучению наследования различных признаков как у растений, так и у животных. В то же время выяснилось, что полученные Г. Менделем определенные числовые отношения при расщеплении в потомстве гибридов были верными во всех тех случаях, когда каждый ген определял развитие одного наследственного признака. Например, у гороха один ген определяет образование круглой формы семян, другой — морщинистой.

\* И. В. Мичурин. Сочинения, т. I. М., Сельхозгиз, 1948, с. 498.

Но было накоплено много фактов, указывающих на то, что взаимоотношения между генами и признаками, которые они определяют, носят более сложный и многообразный характер. Выяснилось, что, во-первых, один и тот же ген может оказывать влияние на несколько различных признаков и, во-вторых, происходит взаимодействие генов, когда один и тот же наследственный признак развивается под влиянием многих из них. Таким образом, фенотипическое выражение большинства признаков и свойств организма определяется в онтогенезе взаимодействием многих генов. Это отражается и на характере расщепления гибридов различных скрещиваний, особенно если родительские формы различаются по нескольким признакам.

Открытие явления взаимодействия генов имело важнейшее значение для всего последующего развития генетики. На основе этих фактов было отброшено представление об организме как мозаике наследственных факторов, высказанное в конце XIX в. немецким биологом А. Вейсманом. Оказалось, что наследственный фактор нельзя рассматривать как зачаток будущего признака, и в организме абсолютной независимости генов друг от друга, как она представлялась Г. Менделю, не существует. На смену этим взглядам было выдвинуто положение о сложной связи и взаимодействии генов в системе генотипа при развитии любого признака организма.

Плейотропия. Влияние одного гена на развитие двух и большего числа признаков называется *множественным*, или *плейотропным, действием*, а само это явление получило название *плейотропии* (от греч. pleistos — множественный, наибольший). Биохимическая природа плейотропного действия генов выяснена довольно хорошо. Один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет развитие не только данного признака, но воздействует и на вторичные реакции биосинтеза различных других признаков и свойств, вызывая их изменение.

Плейотропия широко распространена: большинство генов у всех организмов действует плейотропно. Это явление впервые было обнаружено Г. Менделем. Он установил, что у растений с пурпурными цветками одновременно всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого цвета. Эти три признака определялись действием одного наследственного фактора. Недавно было установлено, что многим индуцированным мутациям гороха свойственна высокая степень плейотропии, проявляющаяся в изменении до десяти и более признаков. Н. И. Вавилов и О. В. Якушкина, изучая наследование некоторых признаков у персидской пшеницы (*Triticum persicum*), выяснили, что доминантный ген черной окраски колоса одновременно вызывает опущение колосковых чешуй.

Аллельное и неаллельное взаимодействие генов. Известны два вида взаимодействия генов: аллельное и неаллельное. Простейший пример *аллельного взаимодействия генов* — неполное доминирование при скрещивании красноцветковых и бе-

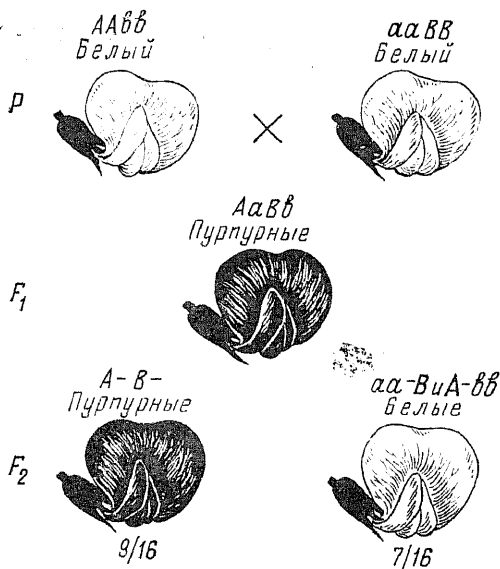


Рис. 26. Наследование окраски цветков у душистого горошка при взаимодействии двух пар комплементарных генов (отношение 9 : 7).

дифицирующего действия генов. Каждая из этих форм приводит к характерным изменениям известных числовых отношений при расщеплении в дигибридных скрещиваниях.

Комплементарное (дополнительное) действие генов наблюдается в случаях, когда неаллельные гены отдельно не проявляют своего действия, но при одновременном присутствии в генотипе обуславливают развитие нового признака. При этом признак развивается в результате взаимодействия двух ферментов, образуемых под контролем двух неаллельных генов.

Комплементарное действие генов хорошо изучено у душистого горошка (*Lathyrus odoratus*). В одном из опытов В. Бэтсона при скрещивании двух форм душистого горошка, имевших белые цветки, все гибридные растения оказались с красными цветками. При самоопылении этих растений или скрещивании их между собой в  $F_2$  идет расщепление в отношении 9 красноцветковых : 7 белоцветковых растений (рис. 26). Такой результат нельзя объяснить, если считать, что один ген связан с одним признаком, как при рассмотрении опытов Г. Менделя. Правильно объяснить наблюдающийся в этом скрещивании характер расщепления можно, предположив, что красная окраска цветков у душистого горошка обусловлена совместным действием в генотипе двух комплементарных доминантных генов ( $A$  и  $B$ ), каждый из которых в отдельности может воспроизводить только белую окраску цветков. При отсутствии в генотипе любого из них красящий пигмент не образуется.

лоцветковых растений львиного зева или ночной красавицы. Розовая окраска цветка у гибридов  $F_1$  в этом скрещивании — результат взаимодействия двух аллельных генов  $A$  и  $a$ . Полное доминирование также всегда является результатом взаимодействия двух генов одной аллельной пары. При этом доминантный ген подавляет проявление рецессивного гена.

Взаимодействие генов имеет биохимическую природу. Оно основано на взаимодействии синтезируемых под контролем генов белков-ферментов.

*Взаимодействие неаллельных генов* проявляется в четырех основных формах: комплементарности, энсгаза, полимерии и мо-

У рассмотренного выше гибрида образуется четыре типа гамет, дающих при оплодотворении в зиготах 16 различных сочетаний. В девяти из них развитие окраски семян идет под влиянием обоих доминантных генов  $A$  и  $B$ , и получаются красноцветковые формы. В шести сочетаниях гамет образуются зиготы, в которые попадает только один доминантный ген из двух взаимодействующих аллельных пар ( $A$  и  $B$ ), а в одном сочетании нет ни одного доминантного гена, и поэтому они дают белоцветковые формы. Отношение 9 красноцветковых : 7 белоцветковых представляет собой частный случай дигибридного расщепления, когда две группы генотипов фенотипически неразличимы, так как они имеют только по одному доминантному гену:

$$9(A-B) : \underbrace{3(A-bb) : 3(a-BB) : 1(aabb)}_{\text{белоцветковые}}$$

красно-  
цветковые

Явление комплементарного действия очень широко распространено в природе и часто наблюдается в селекционной практике. Мы рассмотрели наиболее простой случай дополнительности генов, когда действие каждого из них в отдельности не проявляется (белая окраска цветков), и это дает расщепление с отношением 9:7. По такому типу наследуется содержание цианида в растениях клевера, окраска зерен у некоторых форм кукурузы, устойчивость к ряду ржавчинных грибов у мягкой пшеницы и т. д. Но известны и другие, более сложные случаи, когда один или оба дополнительных гена проявляются самостоятельно. В соответствии с этим иным будет и характер расщепления в  $F_2$ . Оно может давать численные отношения 9:3:4 (наследование окраски шерсти у мышей, окраски луковиц у лука), 9:6:1 (наследование формы плода у тыквы) и т. д.

На рисунке 27 показано явление комплементарности при наследовании формы плода у тыквы. Очевидно, в этом скрещивании отношение 9:6:1 представляет собой видоизменение типичного для дигибридного скрещивания отношения 9:3:3:1. В связи с тем, что генотипы  $3A-bb$  и  $3aa-B$  фенотипически неотличимы, они в сумме дают  $\frac{6}{16}$  форм, имеющих сферическую форму плода. Дисквидная форма плода возникает в результате взаимодействия двух доминантных генов ( $AB$ ), а удлинённая форма плодов — вследствие сочетания их рецессивных аллелей ( $aabb$ ).

В ряде случаев при соединении дополнительных генов возникают признаки, свойственные диким формам (красная окраска цветков у гороха, дисквидная форма плода у тыквы, серая окраска шерсти у мышей, красная окраска глаз у дрозофилы и т. д.), происходит реверсия (возврат к признакам диких форм). Вполне вероятно, что в процессе селекции дополнительные доминантные гены разобщались. При скрещивании таких разобщенных отбором генотипов доминантные дополнительные гены вновь соединяются, обуславливая развитие признаков диких форм. Например, генотип

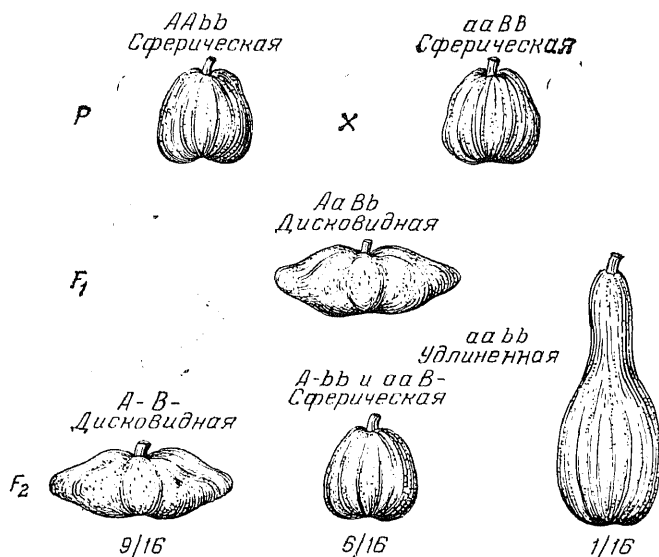


Рис. 27. Наследование формы плода у тыквы при комплементарном взаимодействии двух пар генов (отношение 9 : 6 : 1).

дикого предка  $AaBb$  в процессе мутаций, естественного отбора и селекции мог быть разложен на генотипы  $AAbb$  и  $aaBB$ . При скрещивании особей с такими генотипами происходит возврат к исходному генотипу, воссоединяются комплементарные факторы, в результате чего возникает примитивная «возвратная» окраска. Подобное явление и наблюдается при скрещивании двух белоцветковых рас душистого горошка, дающее «возврат» к пурпурной окраске цветка, свойственной дикой форме этого вида.

Эпистаз. Подавление (ингибирование) действия одной аллельной пары генов геном другой, не аллельной им пары, называется эпистазом. Различают доминантный и рецессивный эпистаз. Если обычное аллельное доминирование можно представить в виде формулы  $A > a$ , то явление эпистаза выразится формулой  $A > B$  (доминантный эпистаз) или  $a > B$  (рецессивный эпистаз), когда доминантный или рецессивный ген одной аллельной пары не допускает проявления генов другой аллельной пары. Гены, подавляющие действие других, не аллельных им генов, называются *эпистатическими*, а подавляемые — *гипостатическими*. Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру противоположно комплементарному взаимодействию. При эпистазе фермент, образующийся под контролем одного гена, полностью подавляет или нейтрализует действие фермента, контролируемого другим геном.

Разберем эпистатическое действие генов на примере наследования окраски зерна у овса (рис. 28). У этой культуры были установлены доминантные гены, определяющие черную и серую окраску зерна. Обозначим один из них буквой  $A$ , а второй —  $B$ . При



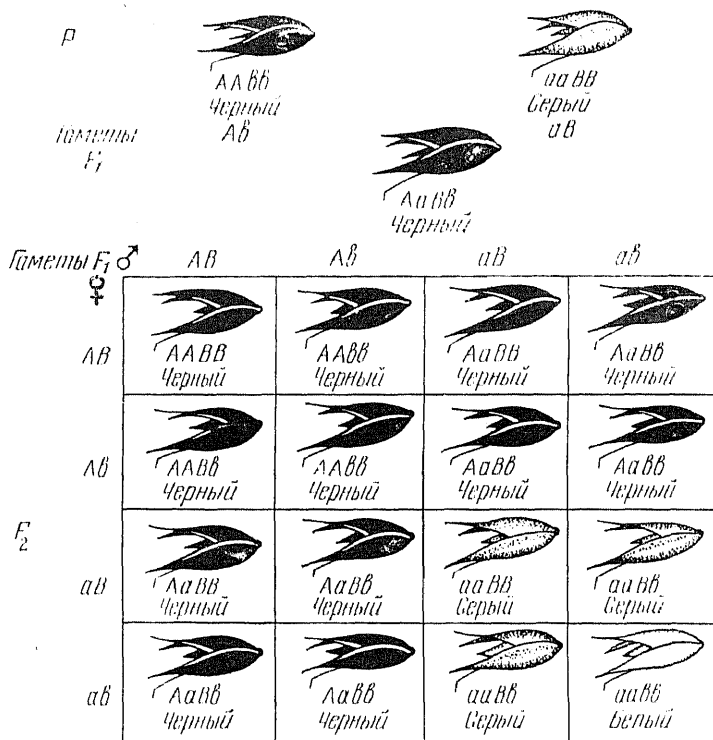


Рис. 28. Наследование окраски зерна у овса при эпистатическом взаимодействии генов (расщепление в отношении 12 : 3 : 1).

этом можно представить себе скрещивание, в котором родительские формы имели генотипы  $AAbb$  (черносемянный) и  $aaBB$  (серосемянный). В генотипе растения первого поколения ( $AaBb$ ) содержатся доминантные гены и черной окраски  $A$ , и серой окраски  $B$ . Так как ген  $A$  эпистатичен по отношению к гену  $B$ , он не дает ему проявиться, и все гибриды  $F_1$  будут черносемянными. В  $F_2$  произойдет расщепление в отношении 12 черных : 3 серых : 1 белый. Такой результат расщепления легко понять, если представить себе отношение 12 : 3 : 1 как видоизменение типичного для дигибридных скрещиваний отношения 9 : 3 : 3 : 1.

В девяти сочетаниях присутствуют оба доминантных гена  $A$  и  $B$ , но ген серой окраски  $B$  не может проявляться, и они дают черносемянные растения. В трех сочетаниях ( $AAbb, Aabb, Aabb$ ) ген черной окраски семян  $A$  также обусловит развитие черносемянных растений. Эта группа по фенотипу будет совершенно сходна с первой, и, следовательно, из каждых 16 растений 12 будут черносемянными. В трех сочетаниях ( $aaBB, aaBb, aaBb$ ) доминантный ген  $B$  при отсутствии эпистатического гена  $A$  может проявить доми-

нантное действие по отношению к своему рецессивному аллелю  $b$ , и разовьются растения с серыми семенами. Один генотип ( $aabb$ ) представляет собой новую комбинацию, в которой проявится белая окраска зерна, так как отсутствуют оба доминантных гена.

При эпистазе взаимодействие генов существенно отличается от того, какое мы наблюдаем в явлениях комплементарности. В первом случае проявление одного из генов, влияющих на развитие определенного органа, подавляет проявление другого гена, в результате чего в потомстве проявляются признаки, свойственные родителским формам. При комплементарности, наоборот, признаки возникают в результате взаимодействия двух неаллельных пар генов.

**Полимерия.** Неаллельные гены, действующие однозначно (аддитивно) на формирование одного и того же признака, называются *полимерными*, или *множественными*. Явление взаимодействия неаллельных множественных генов, обуславливающих развитие одного и того же признака, называется *полимерией*.

При полимерии два или несколько ферментов, образующихся под контролем неаллельных генов, действуют на развитие одного и того же признака, усиливая его проявление.

Полимерия была открыта и подробно изучена шведским генетиком и селекционером Нильсоном-Эле в 1908 г. Это явление распространено очень широко. По типу полимерии наследуются такие важные хозяйственно-полезные признаки, как высота растений, продолжительность вегетационного периода, количество белка в зерне, длина и выход волокна у хлопчатника, содержание витаминов в плодах, скорость протекания биохимических реакций.

Так как полимерные гены действуют на один и тот же признак, их обозначают одной буквой, а разные аллельные пары их отмечают цифрами. Например, генотип, в который входят две пары доминантных полимерных генов, можно обозначить  $A_1A_1A_2A_2$ , двойную гетерозиготу —  $A_1a_1A_2a_2$ , а рецессивную форму по тем же генам —  $a_1a_1a_2a_2$ .

Простейшим примером полимерии служит наследование окраски зерна у пшеницы. У нее различают два основных типа зерен по их окраске: краснозерный, имеющий в оболочке зерновки красный пигмент, и белозерный, лишенный его. Красная окраска зерна доминирует над белой. Обычно при скрещивании краснозерных сортов с белозерными в  $F_2$  идет расщепление по обычной моногибридной схеме: 3 краснозерных : 1 белозерное. Но при скрещивании некоторых сортов пшеницы, имеющих темно-красное зерно, с белозерными сортами, когда растения в  $F_1$  также дают окрашенное зерно, в  $F_2$  происходит расщепление в отношении 15 краснозерных : 1 белозерное растение (рис. 29).

Но интенсивность окраски зерна у краснозерных растений различна. Она варьирует от темно- до бледно-красной. Объяснить это можно, предположив, что интенсивность окраски зерна зависит от нескольких доминантных генов, действующих на этот признак примерно в равной степени, т. е. однозначно. Наиболее темная

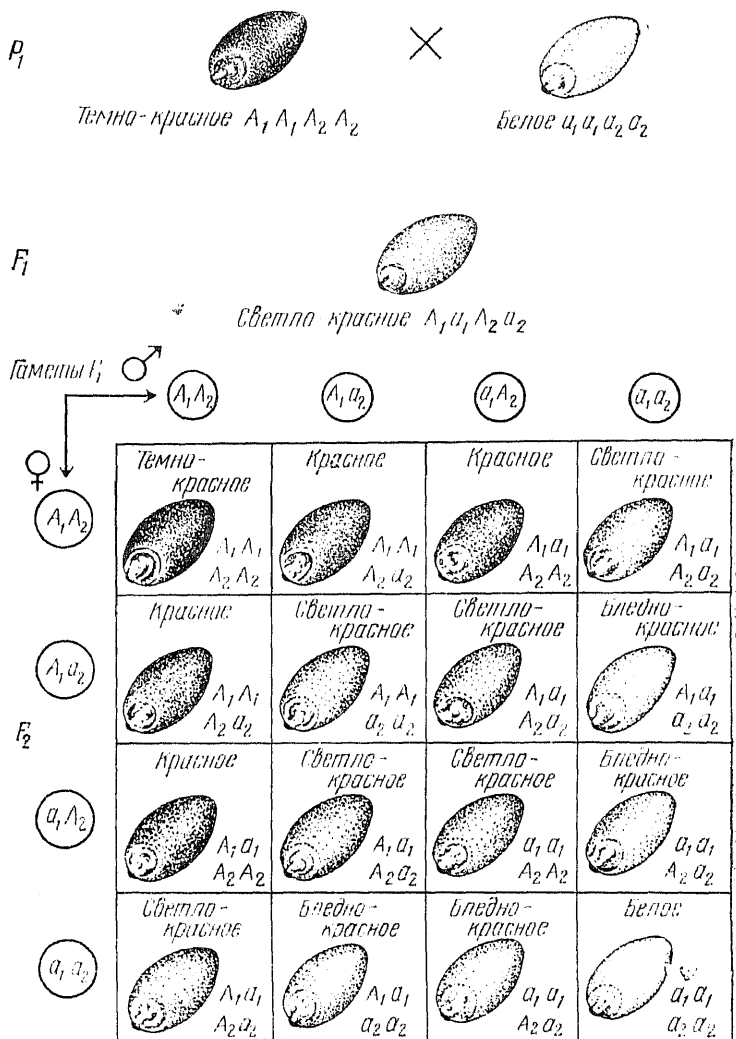
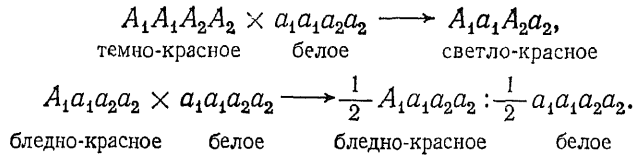


Рис. 29. Наследование окраски зерна у пшеницы при взаимодействии двух пар полимерных генов.

окраска зерна у растений  $F_2$  вызвана наличием двух доминантных генов в гомозиготном состоянии, самая светлая (бледно-красная) — присутствием лишь одного гена. Два доминантных гена вызывают светло-красную, а три — красную окраску зерна.

Соответствие выявленных в  $F_2$  фенотипов с их генотипами, обозначенными на решетке Пеннета (см. рис. 29), можно установить путем анализирующего скрещивания. Например, при скрещивании растений, имеющих темно- и бледно-красное зерно, с белозер-

ными растениями будет получено потомство в первом случае только со светло-красным зерном, а во втором половина его будет с бледно-красным, а половина с белым зерном:



При скрещивании некоторых сортов пшеницы расщепление в  $F_2$  идет не в отношении 15:1, а в отношении 63:1. Очевидно, в этих случаях окраска зерна определяется не двумя, а тремя парами полимерных генов, и генотипы исходных родительских форм можно обозначить:  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$  и  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ . При взаимодействии трех пар полимерных генов различия по окраске зерна у гибридов  $F_2$  будут характеризоваться более плавными переходами по сравнению с тем, что мы наблюдали на рисунке 29.

Разные количественные признаки могут контролироваться различным числом пар полимерных генов, их может быть 2, 3, 4 и более.

**Действие генов-модификаторов.** При изучении наследования отдельных признаков на основе закономерностей, установленных Г. Менделем, мы исходим из того, что развитие каждого из них определяется каким-то одним отдельно взятым геном. Но любой признак или свойство в организме развивается в результате сложных, последовательно связанных между собой биохимических реакций и морфо-физиологических процессов, контролируемых многими генами.

В онтогенезе у любого организма происходят реакции взаимодействия между многочисленными ферментами, продуцируемыми под контролем генов. Однако при этом один фермент оказывает более сильное влияние на развитие какого-либо одного признака, чем на все другие. Такое второстепенное действие на развивающийся признак, свойственное большинству генов, выявить очень трудно. Поэтому устанавливаемая в процессе наследования связь между геном и признаком отражает лишь одно из наиболее видимых основных проявлений действия гена.

Но наряду с генами «основного» действия, названными К. Мазером *олигогенами*, на развитие любого признака оказывают действие другие гены, влияние которых далеко не всегда удается установить. Эти гены не определяют какую-либо конкретную реакцию или развитие признака, но они способны усиливать (*усилители*) или ослаблять (*ингибиторы, супрессоры*), т. е. модифицировать, проявление действия «основных», или главных, генов.

Такие неаллельные гены, усиливающие или ослабляющие действие главного гена, называются *генами-модификаторами*. Например, у томата рецессивный ген *ls*, вызывающий в гомозиготном состоянии прекращение верхушечного роста после образования пер-

вого соцветия, при скрещивании с одними сортами проявляет свое действие почти в 100% случаев, при скрещивании же с другими сортами, т. е. на ином генном фоне, его эффект сводится к минимуму: подавляющее большинство гибридов продолжает рост до образования седьмого соцветия.

Любые гены в организме в одно и то же время могут быть генами «главного действия» по одним признакам и генами-модификаторами по другим. Известны и гены-модификаторы специфического действия: они проявляют свой эффект только в присутствии главных генов.

## НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ТРАНСГРЕССИИ

Любой организм характеризуется совокупностью большого числа признаков и свойств. *Признак*, или *свойство*, — единица морфологической, физиологической или биохимической дискретности организма.

Признаки, характер наследования которых мы до сих пор рассматривали, называются *качественными*, или *альтернативными*: они четко и непосредственно отличаются друг от друга (гладкая или морщинистая форма семян, белая или красная окраска цветков и т. д.). Однако есть много признаков, различия по которым не имеют такого четкого разграничения и могут устанавливаться только путем количественного определения (измерения, взвешивания и т. д.). Такие признаки называются *количественными*.

Деление признаков на качественные и количественные условно. Внешние условия, в которых развивается организм, никогда не бывают постоянными, поэтому один и тот же признак выражается в различных величинах (модификациях). Но качественные признаки более жестко контролируются генами. Они обладают большой устойчивостью, развитие их относительно меньше зависит от внешних условий и поэтому носит прерывный характер. Количественные признаки менее устойчивы, развитие их сильно зависит от внешних условий и поэтому носит непрерывный характер; они определяются полимерными генами.

Чем больше полимерных генов влияет на развитие того или иного количественного признака, тем более плавными будут переходы в степени его выражения у различных групп гибридных организмов при расщеплении. При скрещивании растений, различающихся между собой по продуктивности, высоте стебля, длине колоса и т. д., у гибридов  $F_1$  обычно проявляется промежуточный характер наследования, а в  $F_2$  наблюдается плавный переход между крайними вариантами, когда очень трудно разграничить фенотипические классы с различной выраженностью соответствующего признака.

В основе этого явления лежит полимерный характер наследования признаков, определяемых большим числом пар генов. Оно

очень часто встречается в селекционной работе при гибридизации растений.

Полимерные гены, как правило, находятся в разных парах хромосом. Но в ряде случаев на развитие одного и того же количественного признака одновременно действуют полимерные гены, находящиеся в одной паре хромосом, а также в разных хромосомах. По степени действия полимерные гены делятся на две группы: оказывающие одинаковое влияние на развитие признака, который они определяют, и влияющие на один и тот же признак с разной силой: одни сильнее, другие слабее. Некоторые количественные признаки контролируются блоками сцепленных генов. Совершенно очевидно, что это еще более осложняет анализ расщепления гибридов. Развитие количественных признаков сильно зависит от влияния внешних условий. Часто оно бывает так значительно, что даже перекрывает эффект действия одного или нескольких полимерных генов. Поэтому при изучении наследования количественных признаков необходимо устанавливать, в какой степени изменчивость является результатом действия генов, в какой определяется условиями внешней среды. При этом следует иметь в виду, что взаимодействие генов может проявляться в различных формах. Чаще всего гены количественных признаков проявляют суммарный эффект, т. е. действуют аддитивно. Замена одного из генов приводит к уменьшению или увеличению генотипической ценности данного признака. Если, например, длина колоса контролируется двумя генами и  $A_1A_1=6$  см,  $A_1A_2=7$  см, а  $A_2A_2=8$  см, то, следовательно, ген  $A_2$  вызывает изменение длины колоса на 1 см. Аддитивное действие генов и влияние факторов внешней среды всегда дают непрерывное распределение частот со средним значением, равным среднему показателю скрещиваемых родительских форм. Но гены количественных признаков могут действовать не только аддитивно, а и доминантно, так что присутствие одного аллеля может вызвать повышение ценности генотипа. При этом генотип  $A_1A_2$  может обусловить развитие колоса длиной 8 см, вместо 7 см. В случае доминантности среднее значение  $F_1$  будет ближе к показателю одного из родителей, а в  $F_2$  распределение частот покажет не симметричную, а асимметричную кривую с вершиной в направлении к родительской форме с доминантными генами. Таким же образом может проявляться взаимодействие между различными парами генов, т. е. возникать эффект эпистаза. Все сказанное создает очень большие трудности при анализе изменчивости гибридного потомства по количественным признакам, имеющим полимерную природу.

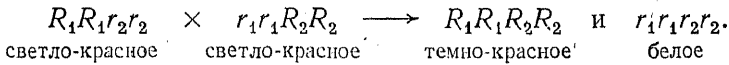
При полимерии часто наблюдается так называемое явление трансгрессии. Сущность его состоит в том, что при скрещивании организмов, отличающихся друг от друга по количественному выражению определенного признака, в гибридных потомствах появляются устойчивые (константные) формы с более сильным выражением соответствующего признака, чем это было у обеих родительских форм. Это происходит, когда одна или обе родительские

Рис. 30. Трансгрессивное расщепление при скрещивании двух сортов пшеницы. У гибридов  $F_2$  признаки компактности и длины колоса выражены сильнее, чем у родительских форм (по Мюнтцингу).



формы не обладают крайней степенью выражения какого-либо признака, которое может дать данная генетическая система, и, следовательно, в разных локусах хромосом они имеют доминантные и рецессивные аллели. Так, скрещивание  $AABBccXaabbCC$  в  $F_1$  дает тригетерозиготу  $AaBbCc$ , а в  $F_2$  возникает ряд форм в пределах от  $AABBCC$  до  $aabbcc$ . Как видно, расщепление в  $F_2$  имеет размах изменчивости выше, чем у обеих родительских форм.

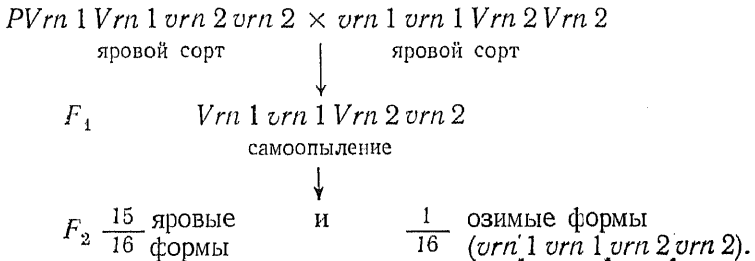
При скрещивании двух сортов пшеницы со светло-красным зерном могут возникнуть формы с темно-красным и белым зерном:



Следовательно, при трансгрессиях в гибридном организме объединяются генотипы, дополняющие друг друга (рис. 30).

Трансгрессии могут быть положительными и отрицательными. Допустим, что все доминантные гены в равной степени действуют положительно, их рецессивные аллели — отрицательно, родительские формы имеют генотипы  $AAbbCCdd$  и  $aaBBccDD$ . Тогда гибриды  $F_1$  будут иметь генотипы  $AaBbCcDd$ , а в  $F_2$  образуются формы с крайними выражениями генотипов:  $AABBCCDD$  — положительная трансгрессия и  $aabbccdd$  — отрицательная.

Трансгрессивной изменчивостью можно объяснить получение озимых форм при скрещивании яровых сортов, наблюдавшееся в опытах Н. И. Вавилова и Е. С. Кузнецовой. Поскольку яровость контролируется несколькими доминантными полимерными генами, а озимость — их рецессивными аллелями, выщепление озимых форм при скрещивании яровых сортов можно представить так:



На использовании трансгрессий основан эколого-географический принцип подбора родительских пар — важнейший в современной селекции. Особенно широко и успешно он применяется в Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства имени П. П. Лукьяненко в селекции озимой пшеницы. При правильном подборе исходных родительских пар в отдельных комбинациях урожайность гибридов превышает лучший родительский сорт на 25—40%.

Трансгрессии и новообразования у гибридов возникают наиболее часто при использовании этого метода потому, что многие хозяйственно-полезные признаки у растений обусловлены несколькими полимерными генами. В результате генетической рекомбинации при скрещивании в отдельных генотипах происходит трансгрессивное сочетание в одном генотипе полимерных генов аддитивного действия, что обуславливает более сильное выражение признака по сравнению с обеими родительскими формами.



---

## ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

---

### ХРОМОСОМЫ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

В конце XIX столетия изучение строения и физиологии клетки привело к установлению связи ядра и обнаруженных в нем хромосом с явлениями наследственности. В 1883 г. Э. ван Бенеден высказал предположение, что редукционное деление в процессе гаметогенеза связано с распределением материнских и отцовских хромосом. Несколькими годами позже установили постоянство видового числа хромосом и сохранение их индивидуальности. Вслед за этим А. Вейсман обосновал идею о том, что материальным носителем наследственности является хроматин клеточного ядра. В 1891—1892 гг. было выяснено, что перед созреванием половых клеток происходит попарное соединение (*конъюгация*) хромосом, которые затем расходятся при редукционном делении, и высказана мысль о том, что конъюгирующие хромосомы, названные *бивалентами*, представляют собой пару, в которой одна хромосома материнская, а другая отцовская.

После того как были переоткрыты правила Г. Менделя, У. Сеттон в 1902—1903 гг. установил связь между поведением хромосом при редукционном делении и оплодотворении и независимым расщеплением признаков в потомстве гибридов. В своей книге «Хромосомы и наследственность» он показал, что цитологически наблюдаемое поведение хромосом точно соответствует установленному Г. Менделем распределению наследственных факторов. В 1905 г. Э. Вильсон сформулировал основные положения хромосомной теории определения пола.

Таким образом, в первый период развития хромосомной теории наследственности были установлены важнейшие положения о постоянстве и парности числа хромосом во всех клетках, равном их распределении между дочерними клетками во время митоза, уменьшении числа хромосом в 2 раза при образовании гамет и восстановлении диплоидного их числа при оплодотворении.

В 1910 г. в лаборатории Т. Моргана начались исследования, в результате которых учение о материальных носителях наследственности было поднято на новый, более высокий уровень. Экспериментальное доказательство локализации генов в хромосомах открыло второй период в развитии хромосомной теории наследственности, ознаменовавшийся в генетике рядом открытий.

Все свои генетические работы Т. Морган проводил на плодовой мушке дрозофиле (*Drosophila melanogaster*). Она маленькая и легко разводится в пробирках на дешевом корме. У этой мушки

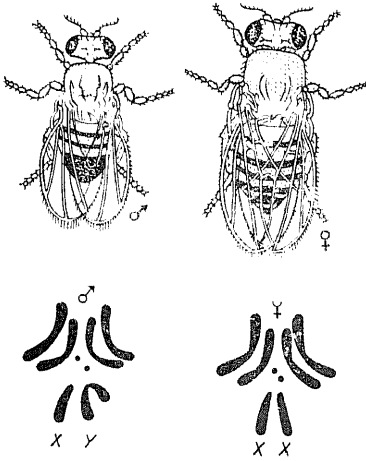


Рис. 31. Внешний вид и хромосомные наборы ( $2n$ ) самца и самки дрозофилы.

очень короткий цикл развития: в течение двух недель после оплодотворения из яйца развиваются личинка, куколка и взрослая особь, которая сразу же способна давать потомство. Одна оплодотворенная самка дает несколько сотен мух.

Если мух усыпить в эфире, их можно считать кисточкой так же легко, как семена. Дрозофила имеет много хорошо отличаемых признаков, наследование которых легко наблюдать при различных видах

скрещиваний. В соматических клетках ее всего четыре пары хромосом (рис. 31). Дрозофила оказалась очень удобным объектом для генетических исследований. На основе опытов с нею были разработаны многие важнейшие вопросы общей генетики.

Хромосомная теория наследственности легла в основу разработки проблемы определения и развития пола. В течение многих веков люди искали ответы на следующие вопросы: с чем в том или ином случае связано рождение мальчика или девочки у человека, самца или самки у животных, почему все организмы, размножаемые половым путем, производят особей женского и мужского пола примерно в равном отношении? Для объяснения этого высказывалось много разных предположений, догадок и различных умозрительных гипотез. Однако правильные, научно обоснованные ответы, как и решение всей проблемы определения и развития пола, были даны хромосомной теорией наследственности, установившей наличие у раздельнополых организмов половых хромосом и выяснившей их роль в наследовании пола.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОЛА

Половое размножение свойственно всем живым существам, кроме некоторых самых низших, утративших его в процессе эволюции. Половой процесс в последнее время удалось обнаружить даже у таких примитивных организмов, как бактерии. Значение половой дифференциации организмов и полового размножения определяется той ролью, которую играют в эволюции наследственные изменения, связанные с расщеплением и рекомбинацией генов. Они осуществляются благодаря половому размножению, когда любое наследственное изменение, возникающее у одной особи, может распространиться на всю популяцию данного вида. Половое размножение благодаря объединению генетического материала двух особей ускоряет процесс эволюции. Ч. Дарвин объяснил эво-

люционное значение возникновения половых различий и показал те преимущества в мощности развития, повышении плодовитости и жизнеспособности, которое дает соединение генетически различающихся половых клеток женского и мужского организмов.

При половом размножении в результате слияния раздельных наследственных факторов возникает защита от действия вредных мутаций. Половой процесс обусловлен разделением полов и наличием мужских и женских особей или образованием разных половых органов у одного и того же организма. Подавляющее большинство животных раздельнополые, а среди растений, наоборот, распространены главным образом обоеполые виды. У раздельнополых организмов яйцеклетки образуются у одних особей, а сперматозоиды или спермии (у растений) — у других. У обоеполых организмов и женские и мужские гаметы образуются у одной и той же особи. Обоеполые животные немногочисленны. Они представлены беспозвоночными и кишечнополостными.

Пол, с одной стороны, детерминирован, наследственно определен; с другой стороны, половые признаки развиваются в течение жизни организма под влиянием внутренних и внешних факторов.

**Хромосомный механизм определения пола.** Как известно, одна из самых основных особенностей хромосомного набора любой соматической клетки — парность входящих в него хромосом. Хромосомы, составляющие одну пару, по форме и величине удивительно похожи. Но, как это было выяснено еще в конце прошлого столетия, из этого правила имеются исключения в отношении одной пары хромосом. Цитологические исследования показали, что у большинства животных и раздельнополых растений в хромосомном наборе мужской и женской особей хромосомы одной из пар довольно значительно отличаются друг от друга или одна из хромосом представлена в единственном числе. Позднее было установлено, что с этими необычными хромосомами связано определение пола, и их поэтому стали называть *половыми хромосомами*. Так, в хромосомном наборе животных и раздельнополых растений различают обычные хромосомы, или *аутосомы*, и половые, которые получили название X- и Y-хромосом. Происхождение термина X-хромосома связано с обнаруженным в 1891 г. Х. Генкингом в мейозе у некоторых насекомых непарного интенсивно окрашивающегося тельца, которое при делении отходило к одному полюсу, другой же полюс его не имел. Х. Генкинг не знал назначения обнаруженного им неизвестного элемента и обозначил его буквой X. В 1902 г. К. Мак-Кленг предположил, что роль этого элемента связана с определением пола. В 1905 г. Э. Вильсон предложил называть его X-хромосомой. В дальнейшем другую непарную хромосому, определяющую у ряда организмов мужской пол, стали называть Y-хромосомой. Так для половых хромосом утвердились названия X- и Y-хромосомы.

По хромосомной теории наследственности пол организма определяется в момент оплодотворения. Существуют четыре основных типа хромосомного определения пола (табл. 7).

## 7. Характеристика основных типов определения пола

Тип определения пола	Организмы	Соматические клетки		Гаметы		Гетерогаметный пол
		♀	♂	сперматозоиды	яйцеклетки	
XУ	Человек, млекопитающие животные, дрозофила и большинство других видов	XX	XУ	X и Y	X и X	Мужской
XУ	Птицы, бабочки	XУ	XX	X и X	X и Y	Женский
XO	Кузнечики, клоп (Protenor)	XX	XO	X и O	X и X	Мужской
XO	Моль (Gumea)	XO	XX	X и X	X и O	Женский

Почти все огромное разнообразие животных охватывается четырьмя приведенными типами хромосомного определения пола. У подавляющего большинства видов в зиготе и соматических клетках содержится по две половые хромосомы (две X-хромосомы или X- и Y-хромосомы), и только у некоторых видов имеется одна половая хромосома (X-хромосома). В соматических клетках животных одного пола находятся одинаковые половые хромосомы (две X-хромосомы) и образуются одинаковые гаметы. Такой пол называется гомогаметным. В соматических клетках животных другого пола имеются разные половые хромосомы (X- и Y-хромосомы) или только одна половая хромосома (X-хромосома) и образуются разные гаметы. Этот пол называется гетерогаметным.

У человека, млекопитающих животных, дрозофилы и очень многих других видов женский пол гомогаметный (XX), а мужской — гетерогаметный (XУ). У этих видов во время мейоза образуются одинаковые яйцеклетки и разные сперматозоиды. У кур и других птиц, а также у шелкопряда и бабочек, наоборот, гетерогаметный женский пол (XУ), а гомогаметный — мужской. Животные этих видов во время гаметогенеза образуют разные яйцеклетки и одинаковые сперматозоиды. У кузнечиков и клопа самки гомогаметны, а самцы гетерогаметны; у моли, наоборот, самки гетерогаметны, а самцы гомогаметны.

Сравнивая представленные в таблице 7 различные типы определения пола, нетрудно видеть, что равное отношение полов в поколениях (1 ♀ : 1 ♂) в любом случае обеспечивается благодаря тому, что один пол гетерогаметный, а другой — гомогаметный. Механизм, обеспечивающий равное отношение полов в потомстве, аналогичен знакомому нам виду анализирующего скрещивания, когда гибрид, гетерозиготный по одной аллельной паре генов, скрещивается с рецессивной гомозиготной формой:  $Aa \times aa \rightarrow 1 Aa + 1 aa$ . И в том и в другом случае одна родительская форма образует по данной паре признаков разные гаметы, а другая — одинаковые.

**Балансовая теория определения пола.** В результате дальнейших исследований было установлено, что пол определяют не только половые хромосомы, но и аутосомы. Американский генетик К. Бриджес в начале 20-х годов обнаружил, что у дрозофилы развитие признаков пола сильно изменяется в зависимости от соотношения X-хромосом и аутосом. У этой мухи иногда случайно возникают самки, имеющие триплоидный набор хромосом  $3X+3A$ . Некоторые триплоидные самки плодовиты, но в мейозе у них нарушается нормальное расхождение хромосом. Скрещивание таких триплоидных самок с нормальными диплоидными самцами дало восемь типов особей с различным соотношением половых хромосом и аутосом. Среди них наряду с нормальными самками и самцами были такие особи, у которых признаки женского или мужского пола были гипертрофированы (сверхсамки и сверхсамцы), или особи имели промежуточное наследование признаков пола (интерсексы). На основании данных этих опытов К. Бриджес пришел к выводу, что у дрозофилы женский пол определяется не наличием двух X-хромосом, а развитие мужского пола зависит не от сочетаний X- и Y-хромосом: они определяются отношением числа X-хромосом к числу наборов аутосом, или половым индексом ( $X:A$ ). Это положение легло в основу балансовой теории определения пола, по которой при отношении  $X:A$ , равном 1, развиваются самки, а равном 0,5 — самцы; при значении полового индекса больше единицы образуются сверхсамки, меньше 0,5 — сверхсамцы; при значении его между 1—0,5 возникают интерсексы.

По современным представлениям, гены, определяющие половые признаки, находятся в аутосомах, а гены, обуславливающие действие аутосомных генов пола, могут находиться в половых хромосомах или в аутосомах.

**Наследственные заболевания (хромосомные болезни) у человека в результате нерасхождения половых хромосом.** Нерасхождение половых хромосом у одного из родителей в момент образования половых клеток вызывает у человека тяжелые физические и психические заболевания (синдромы). В результате нерасхождения хромосом в мейозе при созревании яйцеклеток в них вместо одной X-хромосомы может оказаться две или не будет ни одной. При оплодотворении таких аномальных яйцеклеток нормальными сперматозоидами могут возникнуть зиготы, дающие начало организмам с хромосомными болезнями (табл. 8).

**8. Хромосомные болезни человека, возникающие из-за нерасхождения половых хромосом при образовании яйцеклеток**

Яйцеклетки, образовавшиеся в результате нерасхождения половых хромосом	Сперматозоиды	
	22+X	22+Y
22 + XX 22	44 + XXX (трисомия по X-хромосоме) 44 + X (синдром Шершевского—Тернера)	44 + XXУ (синдром Клайнфельтера) 44 + Y (нежизнеспособные зиготы отмирают в самом начале развития зародыша)

Синдром Шерешевского — Тернера — болезнь, проявляющаяся у женщин и выражающаяся в отсутствии яичников, недоразвитии вторичных половых признаков и в полном бесплодии, а также необычно маленьком росте и отставании в умственном развитии. Эта болезнь сопровождается преждевременным старением.

Синдром Клайнфельтера — болезнь, проявляющаяся у мужчин и выражающаяся в недоразвитии половых желез (яичек), а затем бесплодии, непропорциональном развитии конечностей и часто умственной отсталости. Этот синдром был впервые описан в 1942 г., а его этиология (причина), связанная с хромосомной аномалией, — только в 1959 г.

Синдром трисомии-Х — заболевание у девочек, во многом сходное с синдромом Шерешевского — Тернера, но в своем проявлении отличается большей изменчивостью.

**Пол и половые хромосомы у растений.** Подавляющее большинство высших растений обоеполые (гермафродитные). Морфологические и физиологические различия женского и мужского пола у них выражаются только в процессах дифференциации половых элементов. Гаметы таких организмов генетически совершенно идентичны. Но около 5% цветковых растений двудомные: тычиночные и пестичные цветки у них находятся на различных особях (женских и мужских). У таких организмов отчетливо выражен половой диморфизм. Среди двудомных видов имеются ценные сельскохозяйственные растения: виноград (*Vitis vinifera*), конопля (*Cannabis sativa*), хмель (*Humulus lupulus*), спаржа (*Asparagus officinalis*), дынное дерево (*Carica papaya*) и др. Зависимость между полом и структурой хромосом у таких растений была обнаружена позднее, чем у животных. Вначале установили сцепленное с полом наследование у дремы белой (*Melandrium album*), а затем, в начале 20-х годов, у этого растения, а также у щавеля, хмеля и некоторых других были открыты половые хромосомы. В таблице 9 приводятся виды некоторых двудомных растений, для которых цитологически установлена связь между полом и структурой хромосом.

Половые хромосомы обнаружены у 70 видов покрытосеменных растений, принадлежащих к 25 семействам.

У всех известных видов двудомных диплоидных растений гетерогаметны (XY) мужские формы.

У растений, так же как и у животных, существует два основных типа генетического контроля пола. Первый из них целиком опреде-

9. Хромосомный механизм определения пола у некоторых видов двудомных растений

Вид	Число хромосом (2n)	Пол	
		женский ♀	мужской ♂
Конопля посевная	20	XX	XY
Щавель малый	42	XX	XY
Спаржа	20	XX	XY или YY
Дрема белая	22	XX	XY

ляется присутствием или отсутствием X-хромосомы. Наследование пола по этому типу идет, например, у щавеля малого и дремы белой. У этих растений одна Y-хромосома определяет мужской пол независимо от числа X-хромосом, которое у полиплоидных видов этого растения может быть увеличено в несколько раз. Только при отношении X : Y, равном 8 : 1, нормальные мужские формы не развиваются.

Второй тип, характерный для щавеля обыкновенного, связан с факторами, находящимися в половых хромосомах и аутосомах, и развитие признаков того или иного пола в этом случае, как и у дрозофилы, определяется соотношением половых хромосом и аутосом. У щавеля обыкновенного женские и мужские формы и интерсексы характеризуются индексом X : A.

Данные генетики пола у растений используются в селекционной работе по созданию однодомных форм конопли и в селекции других раздельнополых культур.

**Влияние внутренней и внешней среды на развитие признаков пола.** Пол определяется при оплодотворении в результате сочетания половых хромосом (или различного их сочетания с аутосомами). Женская половая железа (яичник) развивается потому, что зигота получает набор хромосом, определяющих развитие самки, а мужская половая железа (семенник) — в силу того, что зигота имеет хромосомный набор самца. Но хромосомный механизм определения пола не исключает влияния на развитие его признаков факторов внутренней и внешней среды.

На развитие признаков пола оказывают влияние половые гормоны, вырабатываемые половыми железами, а также внешние условия — температура, освещение, питание и др. Под их влиянием может происходить как переопределение пола в онтогенезе, так и отклонение от равного отношения особей мужского и женского пола в момент рождения.

**Экспериментальное изменение соотношения полов и получение особей нужного пола.** Открытие и изучение хромосомного механизма определения пола выдвинули задачу искусственного изменения численного соотношения полов и получения у животных желаемого количества особей женского или мужского пола.

У многих сельскохозяйственных животных овладение этим процессом представляет большой практический интерес. Прежде всего это касается птицеводства, где при выращивании яйценоских кур целесообразно получать при инкубации больше курочек, а в хозяйствах мясного направления — больше петушков. В молочном скотоводстве важно иметь в приплоде как можно больше телочек, в мясном для повышения эффективности откорма выгоднее получать больше бычков.

Коконы самцов тутового шелкопряда дают на  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  больше шелка, чем коконы, из которых развиваются самки. Поэтому в шелководстве использование самцов дает большой хозяйственный и экономический эффект. Совершенный же в то же время простой метод разделения гены у шелкопряда по полу разработан В. А. Струнниковым и Л. М. Гуламовой. В одной из аутосом у шелкопряда имеется доминантный ген черной окраски гены. Под действием лучей Рентгена небольшой кусочек хромосомы с этим геном был перенесен (транслоцирован) на Y-хромосому, благодаря чему она приобрела метку и ее можно легко обнаруживать в яйцах на самку (XY). При скрещивании самок, обладающих доминантным геном темной окраски, с самцами, имеющими благодаря двум рецессивным генам белую окраску гены, в F<sub>1</sub> образуется гена двух типов: черноокрашенная — на самку и светлоокрашенная — на самца.

Рассортировка такой меченой гены производится машинным способом с использованием фотоэлементов. Из отобранной светлоокрашенной гены образуются гусеницы и коконы исключительно мужского пола. Такое раннее выделение самцов позволяет экономить корм и намного повышать выход шелка.

Для искусственного регулирования пола у сельскохозяйственных животных большое значение имеет возможность разделения сперматозоидов, содержащих X- и Y-хромосомы. Оно основано на различии их электрического заряда. Семенная жидкость помещается в электрическое поле, электролитом служит коллоидный раствор сульфонируемого полистирена. При этом в зоне с меньшим значением pH (6,8) происходит обогащение жидкости сперматозоидами с X-хромосомой, с более высоким значением pH (7,7) — сперматозоидами с Y-хромосомой.

## НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

Сразу же после того как в генетике утвердилось понятие о наследственных факторах, были проведены исследования, чтобы установить, с какими клеточными структурами они связаны. Факты, установленные генетическими и цитологическими работами еще в самом начале текущего столетия, согласованно показывали, что носителями наследственных факторов (генов) являются хромосомы. Первые наиболее убедительные доказательства в пользу этого утверждения были получены в опытах по изучению наследования пола и признаков, сцепленных с полом. Оказалось, что пол наследуется по такому же принципу, как и другие признаки. Соотношение особей по полу у человека, почти у всех видов животных и двудомных растений соответствует примерно отношению 1:1. Такая правильность в распределении потомства в бесконечном ряду поколений различных организмов указывала на наличие механизма, сходного с тем, который лежит в основе обычного факториального (генного) расщепления.

Пол любого организма определяется генетическим механизмом, в основе которого лежит комбинация половых хромосом. Но это положение, основанное на цитологических данных и фактах существования равного соотношения по полу, нуждалось в более точных генетических доказательствах, которые могли быть получены только на основе изучения наследования признаков, связанных с проявлением пола.

Очевидно, распределение в мейозе признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, должно соответствовать поведению половых хромосом. Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называется *наследованием, сцепленным с полом*. Его впервые установил и изучил Морган. В лаборатории были поставлены опыты, в которых изучали наследование окраски глаз у дрозофилы в связи с наследованием признаков пола. В одном опыте скрещивали красноглазых самок с белоглазыми самцами, а в другом — белоглазых самок с красноглазыми самцами (реципрокное скрещивание) (рис. 32).

У дрозофилы красный цвет глаз (*W*) доминирует над белым (*w*). При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами в первом поколении все потомство (самки и самцы) оказывается красноглазым. При скрещивании особей  $F_1$  между собой во втором поколении все самки оказались красноглазыми, а у самцов половина имела красные, а половина — белые глаза.



При скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами в первом поколении самки были красноглазыми, а самцы белоглазыми (наследование крест-накрест). В  $F_2$  от скрещивания таких особей между собой половина самок и половина самцов имела белые, а половина — красные глаза. Для объяснения этого необычного случая наследования Морган предположил, что гены, определяющие окраску глаз, находятся в  $X$ -хромосоме, а  $Y$ -хромосома этих генов не имеет. На основании этого предположения наблюдаемое расщепление по окраске глаз в связи с наследованием пола было просто и полно объяснено.

Основной вывод, который следует из результатов указанных скрещиваний, можно сформулировать так: гены цвета глаз и гены, определяющие развитие признаков женского пола, находятся в одной и той же хромосоме и поэтому передаются по наследству сцепленно (совместно).

Установление фактов сцепленного с полом наследования наводило на мысль, что сцепление должно наблюдаться и между другими генами.

**Сцепленное наследование и перекрест хромосом.** После переоткрытия закономерностей наследственности правило независимого комбинирования признаков и определяющих их развитие генов было многократно подтверждено результатами экспериментов на самых различных растениях и животных. Было ясно, что основу этого явления составляет механизм независимого распределения хромосом во время мейоза. Но в то же время наблюдались факты, противоречащие этому правилу. Постепенно их накапливалось все больше и больше.

В 1906 г. английские генетики В. Бэтсон и Р. Пеннет при изучении наследования у душистого горошка (*Lathyrus odoratus*) впервые обнаружили отклонения от правила независимого комбинирования признаков. Они скрещивали две расы этого растения, различавшиеся по окраске цветков и форме пыльцы. Одна из них имела пурпурные цветки и пыльцу удлинённой формы, а другая — красные цветки и пыльцу округлой формы. Пурпурная окраска  $P$  доминировала над красной  $p$ , а удлинённая форма  $L$  — над округлой  $l$ . Генотип одной особи был  $PPLL$ , а другой —  $ppll$ .

Все растения в  $F_1$  имели пурпурную окраску цветков и удлинённую форму пыльцы. Но в  $F_2$  ожидаемого расщепления в отношении  $9:3:3:1$ , типичного для дигибридного скрещивания при независимом комбинировании факторов, не происходило.

Желая выяснить причины получения необычных для дигибридного скрещивания результатов, В. Бэтсон и Р. Пеннет повторили опыт, взяв родительские формы с другим сочетанием признаков. Растение с пурпурными цветками и округлой формой пыльцы ( $PpIl$ ) скрестили с растением, у которого были красные цветки и удлинённая форма пыльцы ( $ppLL$ ). Гибриды  $F_1$  имели пурпурную окраску цветков и удлинённую форму пыльцы ( $PpLl$ ), а в  $F_2$ , как и в первом случае, особей с родительскими признаками было больше, а особей с другим их сочетанием меньше теоретически ожидае-

мого количества. Для объяснения полученных в этих скрещиваниях явлений Бэтсон и Пеннет предложили гипотезу «притяжения — отталкивания» наследственных факторов. По этой гипотезе факторы, привносимые в зиготу от одной родительской формы, испытывают притяжение при редукционном делении и в большом числе случаев попадают в одну гамету, на факторы же, внесенные в зиготу от разных родительских форм, действуют силы отталкивания и поэтому в одну гамету они попадают реже, чем первые.

Гипотеза «притяжения — отталкивания» была чисто умозрительной и поэтому не могла объяснить материального механизма, в результате которого у гибридов  $F_1$  образовывалось неодинаковое

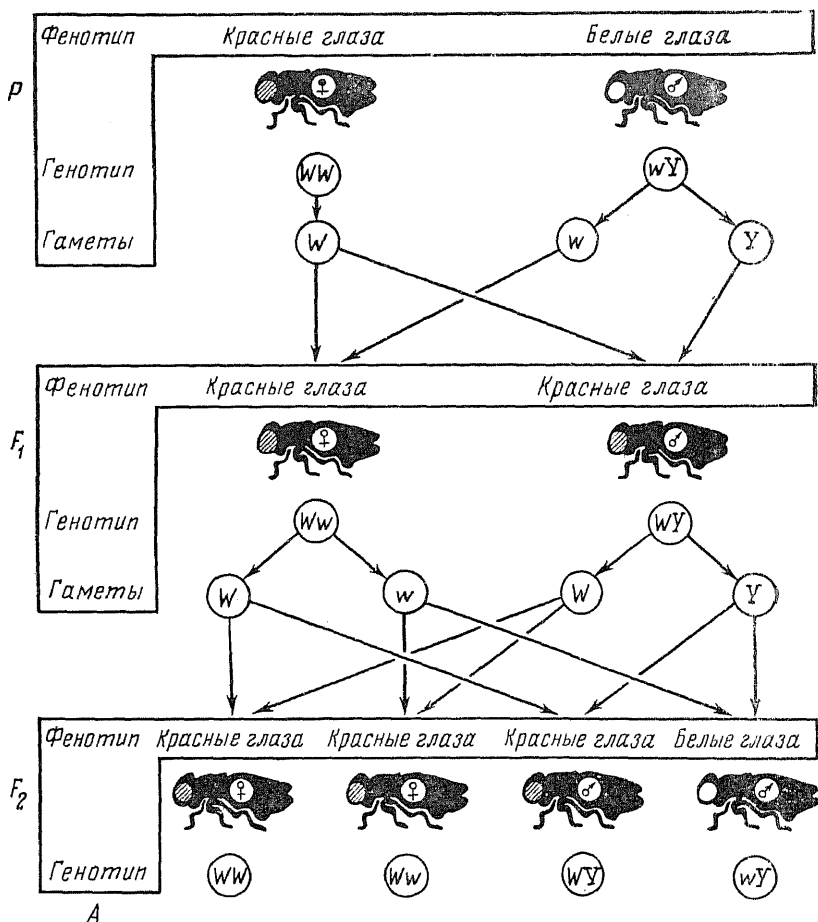
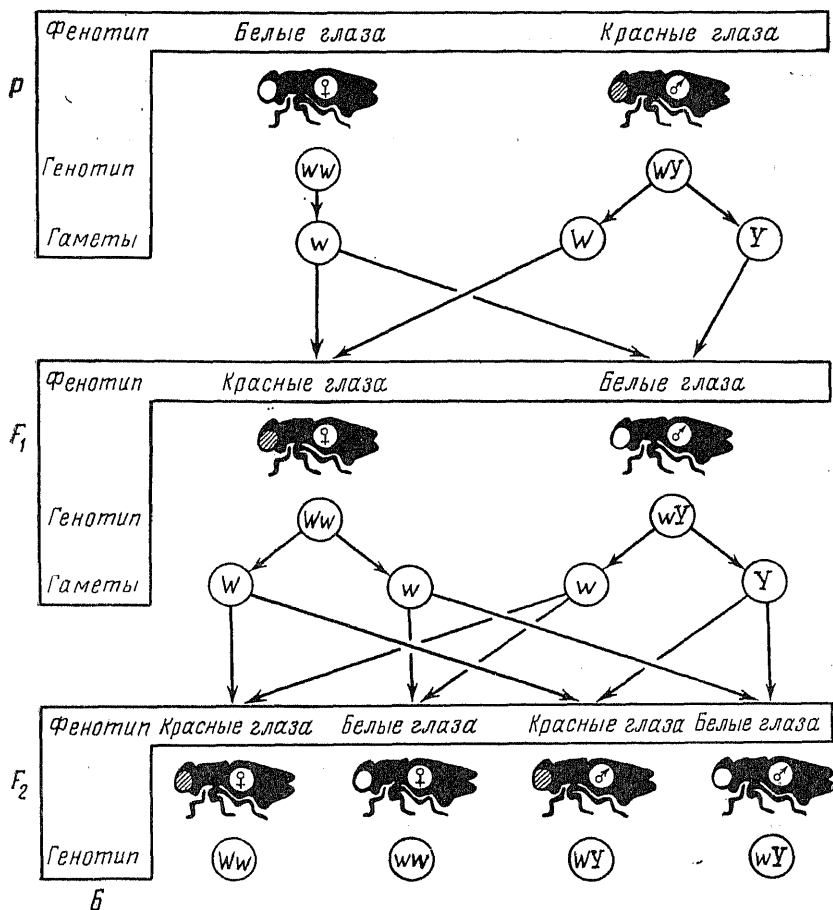


Рис. 32. Схема наследования признаков, сцепленных с полом, у дрозофилы.  
и женских  
А — самка, гомозиготная по гену красных глаз, скрещивается с самцом, имеющим

количество гамет с разным сочетанием факторов. Наблюдавшиеся в опытах многих исследователей случаи «притяжения — отталкивания» факторов до 1910 г. относили к редким, случайным исключениям из правила независимого комбинирования признаков. В 1910 г. Т. Морган обнаружил большое число подобных явлений у плодовой мушки дрозофилы. На основании многочисленных фактов сцепленного наследования Т. Морган пришел к выводу, что сцепление генов является следствием их нахождения в одной хромосоме, поэтому они не подчиняются установленному Г. Менделем правилу независимого комбинирования.

В одном из скрещиваний в  $F_2$  расщепление совершенно отсут-



Выражение генов, локализованных в X-хромосоме, различается у мужских потомков:

белые глаза;  $B$  — самка с белыми глазами скрещивается с красноглазым самцом.

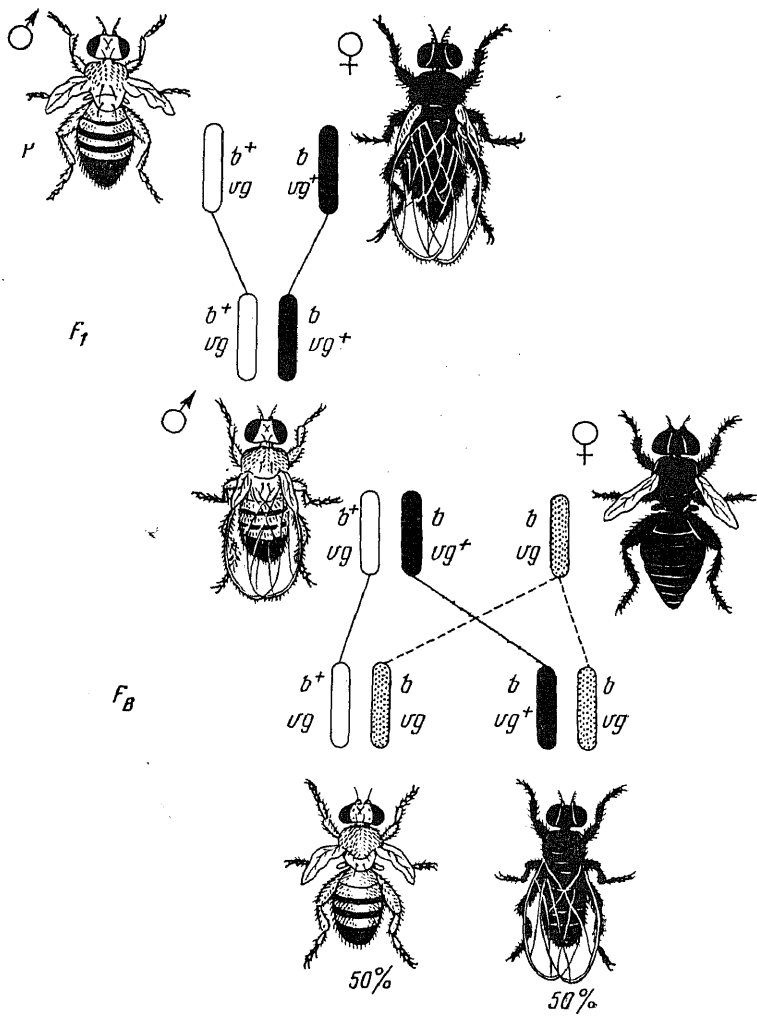


Рис. 33. Наследование признаков окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при полном сцеплении:

$b^+$  — серое тело;  $b$  — черное тело;  $vg^+$  — длинные крылья;  $vg$  — зачаточные крылья.

ствовало: все мухи имели только признаки родительских форм. Это было обычное дигибридное скрещивание, в котором особи отличались двумя парами аллельных признаков: серое тело ( $b^+$ )\* —

\* В специальной литературе по генетике в настоящее время принята единая номенклатура обозначения генов. Гены стандартного (дикого) типа обозначают знаком  $+$  или соответствующим буквенным символом и тем же знаком ( $+$  или  $a^+$ ), все другие гены — двумя — четырьмя буквами по названию обусловливаемых ими признаков (*ert* — эректоид, *al* — альбинос и т. д.). Доминантные гены всегда обозначают прописными, рецессивные — строчными буквами.

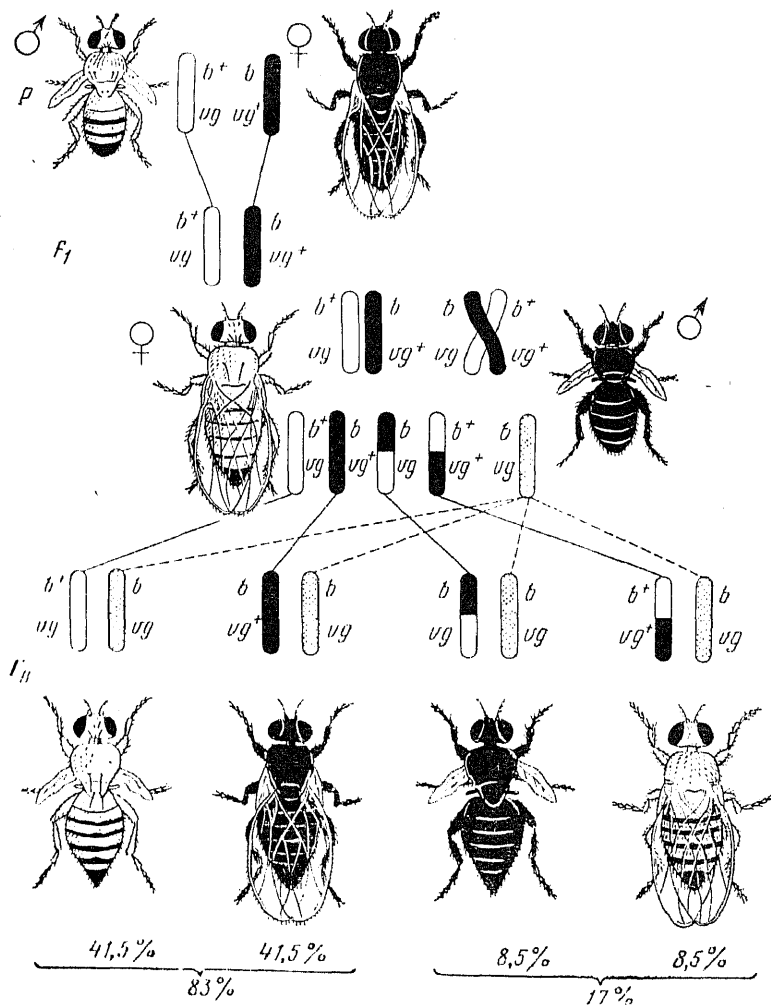


Рис. 34. Наследование признаков окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при неполном сцеплении (обозначения те же, что и на рис. 33).

черное тело ( $b$ ) и длинные крылья ( $vg^+$ ) — короткие крылья ( $vg$ ). Признаки серого тела и длинных крыльев — доминантные. Самец, имевший серое тело ( $b^+$ ) и зачаточные крылья ( $vg$ ), был скрещен с самкой, у которой черное тело ( $b$ ) и нормальные крылья ( $vg^+$ ). Схема этого скрещивания показана на рисунке 33. Все мухи в первом поколении имели серое тело и длинные крылья

В серии множественных аллелей ген дикого типа отмечают буквами первоначально обнаруженного мутантного признака и знаком +, последующие аллели той же серии — буквенными символами в порядке убывания их доминантности (например,  $c^{+}$ ,  $c^a$ ,  $c^e$ ,  $c^{m}$  и т. д.). Символы генов должны быть пригодными для использования ЭВМ.

( $b^+b\ vg^+vg$ ). При скрещивании самца  $F_1$  с самкой, рецессивной по обоим признакам (черное тело и зачаточные крылья), в  $F_2$  расщепления не происходит. Особи с рекомбинацией признаков (черные короткокрылые и серые длиннокрылые) совершенно не появляются. Сцепление, таким образом, оказывается полным.

Иные результаты были получены при скрещивании самки  $F_1$  с самцом, имевшим рецессивные признаки (черное тело и зачаточные крылья) (рис. 34). В этом случае появились особи с четырьмя возможными комбинациями признаков, но независимого распределения признаков по двум аллельным парам (серое тело — черное тело и длинные крылья — зачаточные крылья) в отношении 9:3:3:1 также не происходило. Преобладающее число особей имело такую же комбинацию признаков, какой она была у родительских форм (серые короткокрылые и черные длиннокрылые), и лишь небольшая часть мух была с рекомбинированными признаками (серые короткокрылые и черные длиннокрылые):

Особи с комбинацией признаков родительских форм		Особи с рекомбинированными признаками	
серые длиннокрылые	черные зачаточнокрылые	черные зачаточнокрылые	серые длиннокрылые
41,5%	41,5%	8,5%	8,5%
83%		17%	

Следовательно, гены, обуславливающие признаки серого тела — зачаточных крыльев и черного тела — длинных крыльев, наследуются преимущественно вместе, т. е. оказываются сцепленными между собой. Т. Морган пришел к выводу, что наблюдавшиеся В. Бэтсоном и Р. Пеннетом притяжение и отталкивание представляет собой различные выражения одного явления, которое он назвал *сцеплением*. Материальной основой сцепления генов является хромосома. Каждая из хромосом по длине неоднородна — она состоит из отдельных элементарных наследственных единиц — генов. Гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя *группы сцепления*.

Изучая явление сцепления генов, Т. Морган и его ученики установили, что сцепление почти никогда не бывает полным. Только у самцов дрозофилы и самок тутового шелкопряда наблюдается полное сцепление. В первом случае разбираемого нами скрещивания (см. рис. 33) рекомбинация признаков могла произойти только за счет гетерозиготного самца, но у него гены  $b^+—vg$  и  $b—vg^+$  были полностью сцеплены и поэтому оставались в первоначальных комбинациях. Во втором случае (см. рис. 34) гетерозиготной была самка, и, поскольку у нее сцепление неполное, наблюдалась рекомбинация генов. Если гены разных аллельных пар лежат в одной и той же хромосоме, следовательно, сцеплены, то единственной причиной их рекомбинации может быть процесс конъюгации гомологичных хромосом в профазе мейоза. Во время конъюгации парные хромосомы сближаются и прикладыва-

ются друг к другу гомологичными участками, образуя биваленты (четверки хроматид).

В результате перекрещивания двух хроматид пары гомологичных хромосом получают характерные фигуры — *хиазмы*. В это время между хроматидами может происходить обмен гомологичными участками. Этот открытый в 1911 г. Т. Морганом процесс был назван *перекрестом хромосом*, или *кроссинговером* (от английского *crossing-over* — перекрест). На рисунке 35 показана схема перекреста хромосом и рекомбинации находящихся в них генов. Две парные хромосомы в результате перекреста и последующего разрыва обмениваются участками. Гены *A* и *B*, расположенные в одной хромосоме, в результате кроссинговера оказываются в разных хромосомах и попадают в разные гаметы.

Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, называются *кроссоверными*, а гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера, — *некроссоверными*; соответственно этому и особи, возникшие с участием кроссоверных гамет, называются кроссоверными, или *рекомбинантными*, а образованные без них — *некроссоверными*, или *нерекомбинантными*.

Явления сцепления и перекреста хромосом хорошо изучены у кукурузы. Разберем их на примере скрещивания двух линий кукурузы, различающихся по окраске эндосперма и консистенции алейронового слоя (рис. 36). Одна линия имела в гомозиготном состоянии доминантные гены *C* и *S*, контролирующие образование окрашенного эндосперма и гладкого алейрона, а другая — их рецессивные аллели *c* и *s*, определяющие развитие неокрашенного эндосперма и морщинистого алейрона. Гибридные растения этого скрещивания имели окрашенный эндосперм и гладкий алейрон.

Такие дигетерозиготные растения (*CcSs*) при независимом комбинировании генов должны были бы образовать в равном количестве четыре типа гамет: *CS*, *Cs*, *cS*, *cs*. При анализирующем скрещивании с отцовской рецессивной гомозиготной линией (*ccss*) можно было бы ожидать расщепления в отношении  $1C—S$  (окрашенные гладкие) :  $1c—s$  (окрашенные морщинистые) :  $1cS—S$  (неокрашенные гладкие) :  $1cs$  (неокрашенные морщинистые). В действительности же 96,4% зерен имели признаки, свойственные исходным родительским линиям (48,2% окрашенных гладких и 48,2% неокрашенных морщинистых), и только 3,6% зерен были с новым сочетанием признаков.

Результаты такого расщепления можно объяснить, исходя из представления о сцеплении генов. Гены *C* и *S* находятся в одной хромосоме, они сцеплены и поэтому во время мейоза попадают в одну гамету, то же происходит с их рецессивными аллелями *c* и *s*, сцепленными в другой хромосоме и попадающими в другую га-

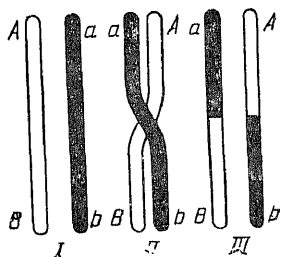


Рис. 35. Схема перекреста хромосом и рекомбинации находящихся в них генов.

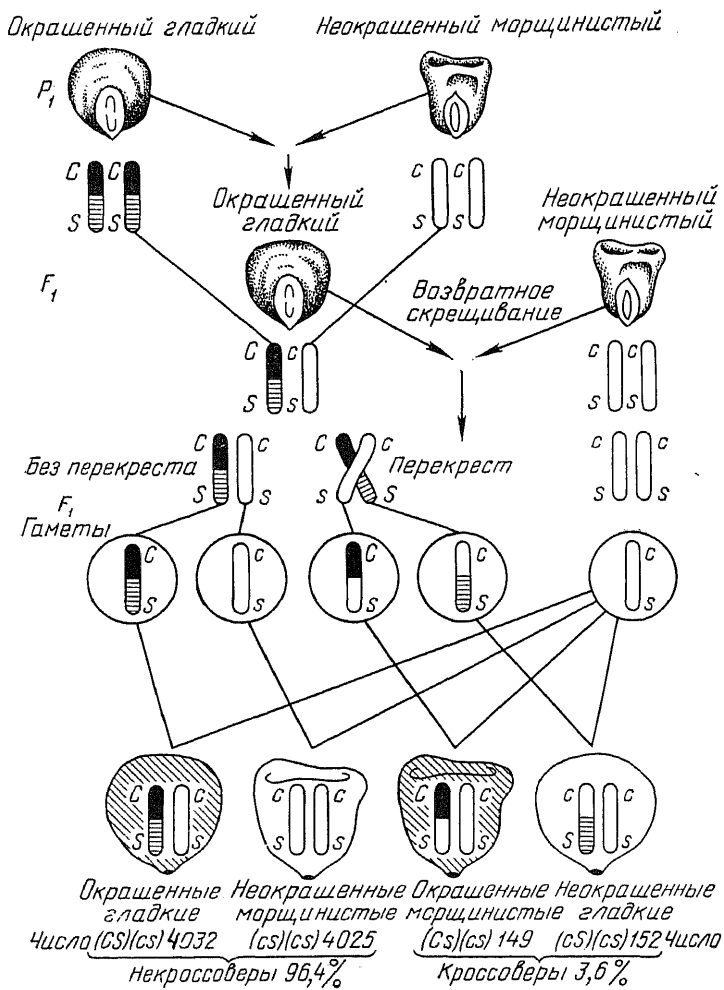


Рис. 36. Схема кроссинговера у кукурузы.

мету. Так образуется свыше 96% некроссоверных гамет и соответственно этому более 96% некроссоверных зерен. Но сцепление между генами  $C$  и  $S$  и  $c$  и  $s$  неполное. При конъюгации хромосом, несущих эти пары генов, происходит перекрест и обмен участками. В результате кроссинговера доминантные и рецессивные гены обмениваются местами — попадают из одной гомологичной хромосомы в другую и образуют кроссоверные гаметы  $Cs$  и  $cS$ . В разбираемом скрещивании образовалось 3,6% кроссоверных гамет и соответственно этому такое же количество кроссоверных, или рекомбинантных, зерен.



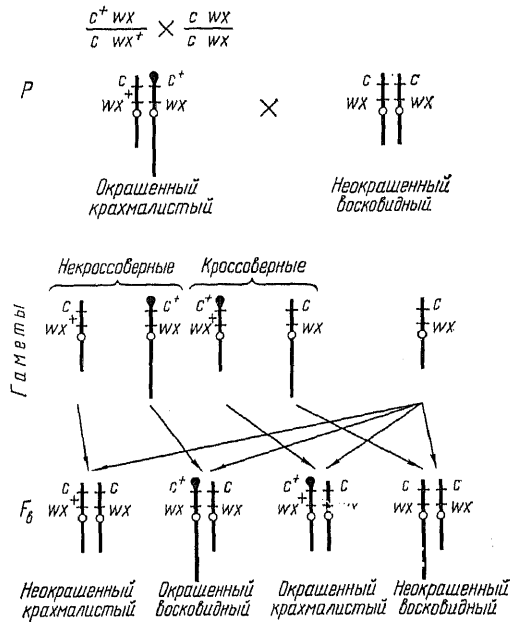


Рис. 37. Цитологическое доказательство кроссинговера у кукурузы:  
*c+* — окрашенный эндосперм; *c* — неокрашенный; *wx+* — крахмалистый; *wx* — восковидный.

**Группы сцепления генов.** Гены находятся в хромосомах. У любого вида организмов число генов всегда во много раз больше числа хромосом. Следовательно, в каждой хромосоме находится много генов, они наследуются вместе, т. е. образуют группу сцепления. Число групп сцепления соответствует числу пар гомологичных хромосом. Например, у дрозофилы имеется четыре, а у кукурузы десять пар хромосом и соответственно этому четыре и десять групп сцепления.

Определение групп сцепления — трудоемкая работа, она требует проведения большого числа скрещиваний и наблюдений. Кроме того, для этого необходимо иметь много мутантных форм по различным признакам. Чем больше хромосом у того или иного вида, тем труднее определить группы сцепления. Поэтому они установлены не полностью даже у наиболее хозяйственно важных растений и животных.

Для установления принадлежности гена к той или иной группе сцепления проводят скрещивания, учитывая уже имеющиеся данные по генам, положение которых в группах сцепления было ранее определено. При этом необходимо, чтобы каждая пара хромосом была маркирована хотя бы одним каким-нибудь геном, а лучше несколькими генами, разбросанными по ее длине. Гены-маркеры должны иметь хорошо отличимые признаки.

**Цитологическое доказательство кроссинговера.** Явление кроссинговера, установленное первоначально генетическим методом, в дальнейшем было доказано цитологически на дрозофиле и кукурузе и путем тетрадного анализа на нейроспоре. Можно было предполагать, что наблюдаемое в мейозе соприкосновение и переплетение хромосом с образованием хиазм представляет тот механизм, с помощью которого осуществляется кроссинговер и обмен участками между гомологичными хромосомами. Однако это предположение нуждалось в прямом доказательстве.

Цитологическое доказательство обмена участками гомологичных хромосом в процессе перекреста впервые было получено К. Штерном на дрозофиле в начале 30-х годов. Затем Г. Крейтон и Б. Мак-Клинтон осуществили то же самое на кукурузе (рис. 37). Ими были использованы две линии, различавшиеся по окраске и консистенции эндосперма. Гены, определяющие наследование этих признаков, находятся в IX хромосоме. У одной из линий эта пара хромосом была генетически и цитологически помечена. Одна хромосома имела рецессивный ген неокрашенного ( $c$ ) и доминантный ген крахмалистого эндосперма ( $wx^+$ ), другая содержала доминантный ген окрашенного ( $c^+$ ) и рецессивный ген восковидного эндосперма ( $wx$ ). Последняя хромосома имела хорошо видимые под микроскопом морфологические отличия: один конец ее нес булавовидное утолщение, а другой был удлиннен. Эта линия скрещивалась с линией, имевшей морфологически нормальные хромосомы с рецессивными генами неокрашенного и восковидного эндосперма в гомозиготном состоянии.

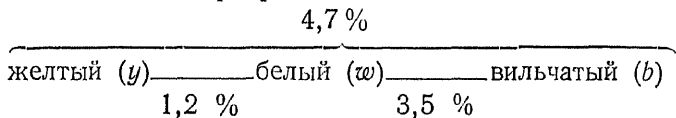
Если бы в первой линии отсутствовал кроссинговер, в потомстве этого скрещивания были бы только две формы: с неокрашенным крахмалистым эндоспермом ( $\frac{cwx^+}{cwx}$ ) и окрашенным восковидным эндоспермом ( $\frac{c^+wx}{cwx}$ ). Но, несмотря на преобладание этих форм, в небольшом количестве обнаруживались и формы с неокрашенным восковидным ( $\frac{c^+wx^+}{cwx}$ ) и окрашенным крахмалистым эндоспермом ( $\frac{cwx}{cwx}$ ). Очевидно, они могли произойти только в результате кроссинговера между хромосомами IX пары у первой линии. Под микроскопом действительно обнаружили в IX паре у формы с неокрашенным восковидным эндоспермом хромосому с удлинненным концом, а у формы с окрашенным крахмалистым эндоспермом — хромосому с булавовидным утолщением.

**Величины перекреста и линейное расположение генов в хромосомах.** Величину перекреста хромосом вычисляют в процентах кроссоверных особей к общему их числу в данном скрещивании. За единицу измерения перекреста принята его величина, равная одному проценту. Иногда ее называют *морганидой*.

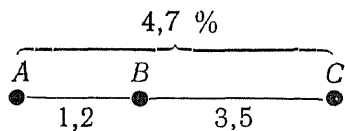
Определим величину перекреста в разбиравшемся нами скрещивании двух линий кукурузы. Всего было получено 1000 зерен, в том числе 18 окрашенных морщинистых и 18 неокрашенных гладких. Величина перекреста  $X = \frac{36}{1000} 100 = 3,6$ .

Величину перекреста хромосом можно поставить в зависимость от расстояния между генами. Чем больше расстояние между генами, тем больше вероятность того, что они в результате кроссинговера будут разделены и попадут в разные гаметы, и, наоборот, чем ближе расположены гены, тем в меньшем числе случаев они будут разъединяться. На основании этого Т. Морган высказал положение, согласно которому частота кроссинговера определяет относительное расстояние между генами, и предложил выражать его в процентах перекреста между ними.

На основании анализа и обобщения результатов многочисленных исследований Т. Морган выдвинул гипотезу, по которой гены в хромосоме расположены в линейном порядке. Во всех опытах по изучению кроссинговера неизменно следовало, что при сцеплении трех генов величина перекреста между двумя генами всегда равна сумме или разности величин перекреста между двумя другими. Например, у дрозофилы между генами желтого тела ( $y$ ), белого цвета глаз ( $w$ ) и вильчатых крыльев ( $b$ ) было получено такое соотношение в величине перекреста:

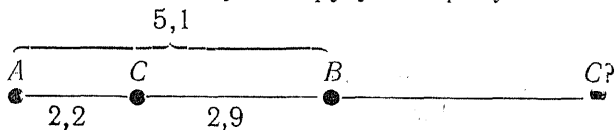


Из геометрии известно, что такая зависимость характеризует положение трех точек на линии:



$$AC = AB + BC \text{ и } AB = AC - BC \text{ или } BC = AC - AB.$$

Способ установления взаиморасположения генов в хромосоме рассмотрим на следующем примере. В процессе скрещивания установлено, что гены  $A$ ,  $B$  и  $C$  наследуются сцепленно и, следовательно, расположены в одной хромосоме. Оказалось, что между генами  $A$  и  $B$  происходит 5,1%, а между генами  $B$  и  $C$  — 2,9% кроссинговера, т. е. гены  $A$  и  $B$  сцеплены слабее, чем гены  $B$  и  $C$ . Но этих данных еще недостаточно для того, чтобы определить местоположение гена  $C$  относительно гена  $B$ , так как он может быть расположен от него и в одну и в другую сторону:



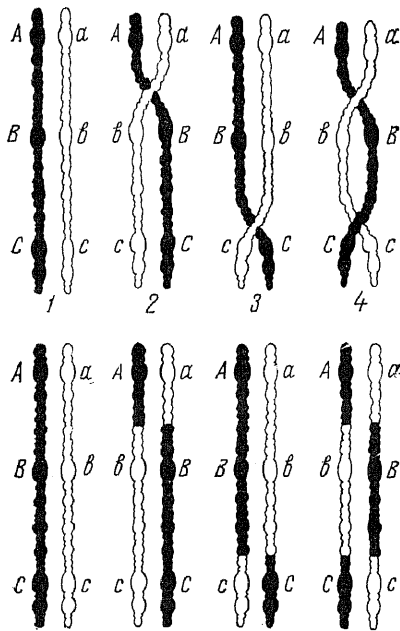


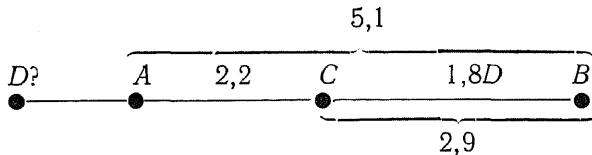
Рис. 38. Схема двойного перекреста хромосомом и находящихся в них генов:

1 — отсутствие кроссинговера; 2 — кроссинговер между генами *A* и *B*; 3 — кроссинговер между генами *B* и *C*; 4 — двойной кроссинговер между генами *A* и *B* и *B* и *C*.

Для этого нужно знать, с какой частотой происходит перекрест между генами *A* и *C*. Скрещивание показало, что его величина составляет 2,2%, т. е. она равна разности процентов кроссинговера между генами *A* и *B* и *B* и *C*, полученных ранее. Теперь ясно, что названные три гена расположены в такой последовательности: *A—C—B*. После того как взаимоположение трех каких-либо генов установлено, можно определить положение следующего нового гена. Для этого нужно произвести анализирующее скрещивание и вычислить

процент перекреста между этим геном и тремя нам уже известными. Затем новый ген наносят на линию в соответствующей точке хромосомы. Поступая подобным образом в отношении многих генов, вовлекаемых в скрещивания для определения частоты кроссинговера, составляют генетические карты хромосом.

Руководствуясь принципом линейного расположения генов и зная частоту перекреста между новым геном и одним из трех других, взаиморасположение которых уже известно, можно предсказать, с какой частотой произойдет перекрест между ним и двумя другими генами. Пусть, например, скрещивание показало, что между новым геном *D* и нанесенным на карту геном *A* перекрест составляет 4%. При этом ген *D* может находиться либо вправо, либо влево от гена *A*:



Следовательно, перекрест между генами *D* и *C* может быть равным или 6,2%, или 1,8%. Если в скрещивании будет установлена последняя величина, можно ген *D* нанести на карту и, не производя нового скрещивания, вычислить величину перекреста между генами *D* и *B*. Очевидно, она будет равна 1,1% ( $DB = CB - CD = 2,9\% - 1,8\% = 1,1\%$ ).

Все данные по изучению перекреста хромосом привели к выводу, что гены действительно расположены в хромосоме в линейном порядке и каждая аллельная пара генов находится в идентичных локусах (точках) гомологичных хромосом.

**Двойной перекрест хромосом.** Гомологичные хромосомы могут претерпевать скручивание и перекрест в нескольких местах. В соответствии с тем, в скольких местах происходит перекрест, он может быть одинарным, двойным, тройным и множественным.

Очевидно, чем в большем числе точек происходит кроссинговер, тем сильнее возрастает рекомбинация генов. Рассмотрим двойной перекрест хромосом. На рисунке 38 показана схема двойного кроссинговера и для сравнения — одинарный кроссинговер на двух участках и отсутствие его. Представим хромосому с тремя последовательно расположенными генами  $A-B-C$ . Перекрест может происходить не только между генами  $A$  и  $B$  или  $B$  и  $C$ , но и одновременно между ними. Тогда тригетерозигота в анализирующем скрещивании  $AaBbCc \times aabbcc$  даст следующие типы гамет.

С первоначальной комбинацией генов	$\left\{ \begin{array}{l} ABC \\ abc \end{array} \right\}$	Без перекреста хромосом
Одинарные кроссоверы	$\left\{ \begin{array}{l} A bc^* \\ a BC \end{array} \right\}$	Перекрест между генами $A$ и $B$
	$\left\{ \begin{array}{l} AB c \\ ab C \end{array} \right\}$	Перекрест между генами $B$ и $C$
Двойные кроссоверы	$\left\{ \begin{array}{l} A b C \\ a B c \end{array} \right\}$	Одновременный перекрест между генами $A$ и $B$ и $B$ и $C$

\* Перекрест при написании кроссоверных гамет обозначают вертикальной линией.

В результате двойного перекреста гены  $AC$  и  $ac$  оказались снова вместе и находятся в кроссоверных гаметах в той же комбинации, в какой они были у родительских форм. Кроссоверные гаметы по этим генам отличаются от некроссоверных только благодаря тому, что в скрещивании участвовала третья пара генов  $B-b$ . Следовательно, расстояние между генами  $A$  и  $C$ , определенное путем учета частоты кроссинговера непосредственно между ними, будет меньше того, которое даст суммирование частот кроссинговера на участках  $A-B$  и  $B-C$ .

Таким образом, видимый процент кроссинговера между двумя достаточно удаленными друг от друга генами всегда меньше действительного, так как при двойном кроссинговере в определенном проценте случаев происходит их воссоединение. Поэтому для определения истинного расстояния между генами, например от  $a$  до  $f$ , нужно измерить расстояния на отдельных участках  $ab$ ,  $bc$ ,  $cd$ ,  $dc$ ,  $ef$  и сложить полученные величины.

Кроссинговер в одном месте хромосомы может в той или иной степени подавлять его в других, близко расположенных местах. Это явление подавления кроссинговера в каком-либо участке хро-

мосомы кроссинговером, происшедшим в соседнем участке, называется *интерференцией*. Вследствие ее процент ожидаемых двойных разрывов часто не совпадает с процентом фактически совершающихся. Особенно резко это проявляется у близко расположенных генов.

На силу сцепления генов влияет ряд различных внутренних и внешних факторов. Гибриды между некоторыми линиями дрозофилы не обнаруживают кроссинговера. Полное подавление кроссинговера в подобных случаях чаще всего бывает связано с перворачиванием (*инверсией*) того или иного участка в одной из гомологичных хромосом. У особи, гетерозиготной в отношении инверсии, аллельные гены не могут располагаться друг против друга

$\frac{ABCDE}{ADCBE}$ , что затрудняет обмен гомологичными участками пар-

ных хромосом, и потомства от оплодотворения кроссоверных гамет не будет. У самок дрозофилы частота кроссинговера уменьшается с возрастом.

Обнаружены гены, способные понижать или повышать кроссинговер. Такой контроль может быть как моногенным, так и полигенным. Поэтому в некоторых случаях удавалось понижать или повышать у соответствующих линий частоту кроссинговера путем отбора. К внешним условиям, влияющим на частоту кроссинговера, относится температура. При повышении или понижении ее по сравнению с оптимальной частота кроссинговера увеличивается.

**Генетические карты хромосом.** В результате последовательного изучения взаиморасположения генов по величине перекреста между ними для каждой пары гомологичных хромосом составляют *генетические карты хромосом*. На такой карте наносят относительное положение генов, находящихся в одной группе сцепления. В настоящее время генетические карты составлены для дрозофилы, кукурузы, помидоров, нейроспоры и некоторых других видов организмов.

Для составления генетических карт необходимо выявление многих мутантных генов и проведение огромного числа скрещиваний, что возможно только в результате многолетней работы многих коллективов генетиков. Наиболее подробные генетические карты составлены для дрозофилы, у которой изучено более 500 мутантных генов (рис. 39), а также для кукурузы, имеющей в 10 группах сцепления свыше 400 генов.

На генетических картах хромосом дрозофилы и кукурузы расстояние многих генов от нулевой точки определено величиной 70 и более единиц. У дрозофилы, например, во второй хромосоме ген *ballon* расположен от нее на расстоянии 107,5 единицы, а у кукурузы расстояние некоторых генов от нулевой точки превышает даже 150 единиц. Между тем частота кроссинговера между двумя генами не может быть более 50%, так как перекрещивающиеся сестринские хроматиды и гаметы, образуемые дигетерозиготой, при этой величине кроссинговера генетически обнаруживаются как

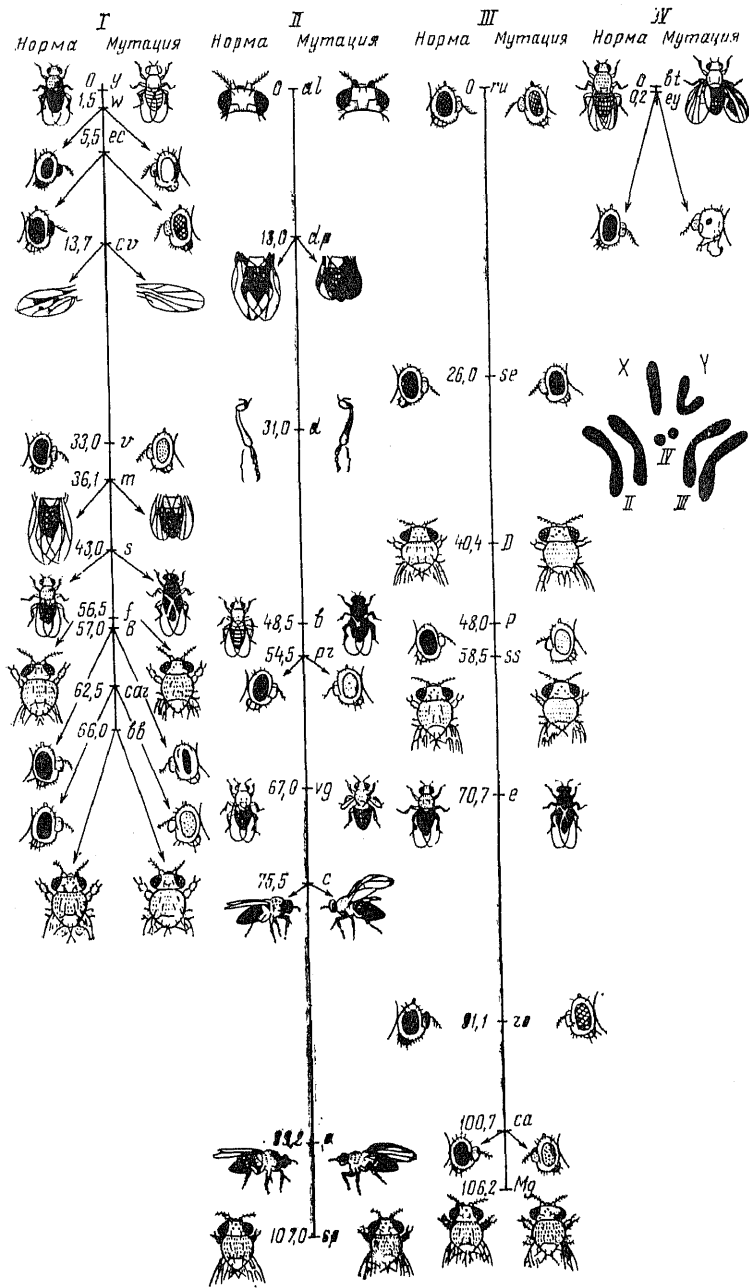


Рис. 39. Генетическая карта хромосом дрозофилы. Цифры указывают расстояние между генами и одним из концов хромосомы (в единицах перекреста). Мутации обозначены первыми буквами названия соответствующих генов (по М. Е. Лобашеву).

следствие независимого наследования при отсутствии сцепления. Такое несоответствие объясняется тем, что при нанесении гена на карту хромосомы частоту кроссинговера определяют на сравнительно коротких участках, последовательно взятых по длине хромосомы. Общая же длина хромосомы на карте устанавливается путем сложения процента перекреста между соседними генами. В связи с этим общая длина хромосомы на генетической карте может значительно превышать величину 50 единиц.

При рассмотрении генетических карт обращает на себя внимание неравномерное распределение генов по длине хромосомы. На одних участках гены располагаются чаще, чем на других, а некоторые участки хромосом вообще генетически неактивны.

**Сравнение генетических и цитологических карт хромосом.** Чтобы установить, соответствует ли взаиморасположение генов в группах сцепления, определенное по данным кроссинговера, истинной их локализации в хромосомах, наряду с генетическими картами у дрозофилы были составлены *цитологические карты*, а затем их сравнили. Для этого использовали различные хромосомные перестройки, главным образом перемещения отдельных участков хромосом (транслокации), возникающие под действием лучей Рентгена. Изучали их сначала на обычных митотических хромосомах, а затем на гигантских хромосомах слюнных желез. Метод состоит в том, что выпадение какого-либо перемещаемого участка маркированной с помощью кроссинговера хромосомы измеряют как генетически по изменению наследования соответствующих признаков в единицах перекреста, так и непосредственно в нанометрах при наблюдении в микроскоп, а затем составляют сравнительные генетические и цитологические карты хромосом.

В результате сравнительного изучения таких карт был подтвержден принцип линейного расположения генов и установлено, что последовательность расположения генов на цитологической карте точно соответствует их последовательности на генетической карте, составленной по данным кроссинговера. Но в то же время оказалось, что относительные расстояния между генами на этих картах совпадают не по всей длине хромосомы. Так, на генетической карте в центре хромосомы гены расположены более скученно, чем на цитологической. Это показывает, что единица перекреста — величина непостоянная, она изменяется по длине хромосомы. Величина перекреста, таким образом, зависит от участка хромосомы, особенно сильно она изменяется при удалении его от центromеры.

Ценным оказался метод сравнения генетического и цитологического взаиморасположения генов на хромосомах слюнных желез личинок дрозофилы. В микроскоп в гигантской хромосоме хорошо видны расположенные в определенном порядке полоски и диски, представляющие собой скопления хроматина. При сравнении гигантских хромосом с нормальной хромосомой, в которой произошли структурные изменения, устанавливают, каким дискам соответствуют определенные гены. Любое обнаруживаемое путем из-



мерения перекреста нарушение расположения генов сопровождается выпадением или переворачиванием строго определенных дисковых полосок, наблюдаемых в хромосоме в микроскоп. Пользуясь этим, можно установить, насколько фактическое расстояние между генами соответствует расстоянию, определенному на основе подсчета кроссоверных особей.

\* \*  
\*

В итоге разбора основных положений хромосомной теории наследственности во второй период ее развития можно сделать следующие основные выводы.

1. Гены находятся в хромосомах, расположены линейно и образуют группы сцепления, число которых равно числу пар хромосом.

2. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются сцепленно. Сила сцепления зависит от расстояния между генами.

3. Между гомологичными хромосомами возможен перекрест, в результате которого происходит рекомбинация генов, являющаяся важным источником материала для естественного и искусственного отбора.

4. Сцепление генов и их рекомбинация в результате перекреста — закономерные биологические явления, в которых выражается единство наследственности и изменчивости организмов.

---

**ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ**

---

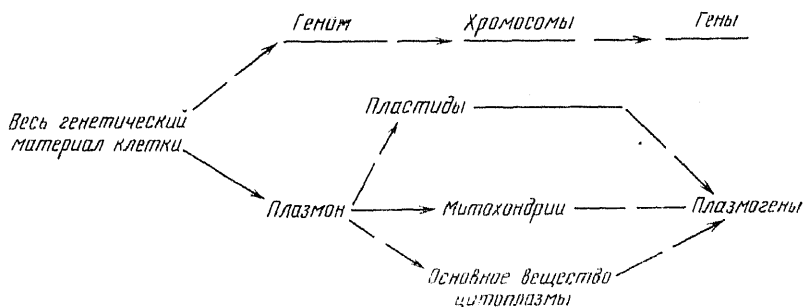
Хромосомная теория наследственности установила ведущую роль ядра и находящихся в нем хромосом в явлениях наследственности. Но в то же время уже в первые годы формирования генетики как науки были известны факты, показывающие, что наследование некоторых признаков связано с нехромосомными компонентами клетки и не подчиняется менделевским закономерностям, основанным на распределении хромосом во время мейоза.

В 1908—1909 гг. К. Корренс и одновременно независимо от него Э. Баур описали пестролистность у растений ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*) и львиного зева (*Antirrhinum majus*), которая наследуется через цитоплазму (рис. 40). В последующие годы подобные наблюдения были сделаны в других объектах. Все они правильно истолковывались как примеры цитоплазматической наследственности, но тем не менее их долгое время рассматривали просто как отдельные отклонения от законов Г. Менделя.

Дальнейшее изучение явлений наследственности привело к необходимости установить не только механизм передачи генов хромосом от одного поколения организмов другому, но и то, как эти гены контролируют процессы клеточного метаболизма и развитие определенных признаков и свойств. Поэтому клетку стали рассматривать как единую целостную систему, определяющую передачу и воспроизведение признаков в потомстве в результате взаимодействия компонентов ядра (генов хромосом) и цитоплазмы, что можно показать на примере приобретения ею способности к фотосинтезу. Фотосинтез связан с цитоплазматическими структурами клетки — пластидами и находящимся в них пигментом хлорофиллом. Образование и функции пластид обуславливаются наследственными факторами и действием внешних условий (главным образом света, без которого хлорофилл в пластидах не образуется). Мутации в некоторых локусах хромосом могут частично или полностью нарушать процесс образования пластид и содержащегося в них хлорофилла. Эти так называемые хлорофильные мутации наследуются, строго подчиняясь закономерностям Г. Менделя. Но аномальные (белые) пластиды могут образовываться в клетках, имеющих нормальный набор генов, и при хорошем освещении. Этот признак не наследуется по правилам Г. Менделя. При делении клетки, содержащей указанные аномальные пластиды, обра-

зуются дочерние клетки с такими же пластидами, но при скрещивании этот признак передается только по материнской линии, и, следовательно, он связан не с хромосомами, а с цитоплазмой. Таким образом, важнейшее свойство клетки — ее способность к фотосинтезу — определяется взаимодействием генов хромосом, структурных элементов цитоплазмы и условий внешней среды.

В связи со сказанным наследственный материал клетки схематически можно представить так, как показано на схеме (по Дж. Джинксу).



Генетическому материалу хромосомного набора (*геному*) соответствует *плазмон*, включающий весь генетический материал цитоплазмы. Подобно генам хромосом, в структурных элементах цитоплазмы — пластидах, кинетосомах, митохондриях, центросомах и основном ее веществе находятся материальные носители нехромосомной наследственности — *плазмогены*. Они могут определять развитие некоторых признаков клетки, способны удваиваться. Если плазмогены утрачиваются клеткой, то хромосомы не могут их воспроизвести, при делении материнской клетки они распределяются между дочерними клетками.

Возможно, что цитоплазматическая наследственность обусловлена также стойкими изменениями в цитоплазме, связанными с существованием долгоживущих молекул *и*-РНК или с избирательной транскрипцией молекул *и*-РНК только с генов материнской хромосомы.

Наиболее полно изучены две формы цитоплазматической наследственности: пластидная и цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС).

## ПЛАСТИДНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Среди органоидов цитоплазмы генетическая непрерывность впервые была установлена для пластид. У многих видов растений встречаются особи, лишенные окраски, или такие, у которых в листьях имеются отдельные неокрашенные участки ткани. Клетки их вообще не имеют видимых пластид или содержат пластиды, не способные образовывать хлорофилл. Растения, лишенные зеленой

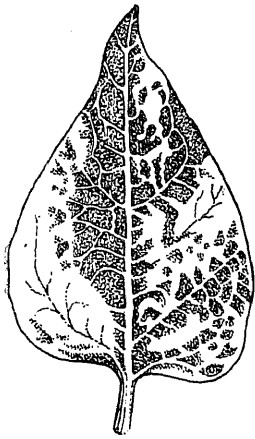


Рис. 40. Пестролистность у растения ночная красавица.

окраски, — альбинос, нежизнеспособен и обычно погибает в фазе проростков. Но отдельные участки ткани без зеленой окраски развиваются в зеленом листе, питаясь за счет нормальных тканей, снабжающих их продуктами фотосинтеза.

Во многих случаях изменения в структуре и функциях пластид связаны с мутациями одного хромосомного гена. У кукурузы, ячменя и некоторых других культур изучены многочисленные хлорофильные мутации, наследующиеся по правилам Г. Менделя. Однако часто наследование таких изменений не подчиняется менделевским закономерностям, и объяснить это можно только исходя из представления о генетической непрерывности пластид. Электронно-микроскопическими и автордиографическими методами доказано существование в пластидах ДНК-содержащих обла-

стей. В них находятся специфические рибосомы. Зеленые пластиды обладают способностью синтезировать ДНК, РНК, белок. Для селекции на высокую продуктивность важно изучить число и локализацию генов, ответственных за биогенез хлоропластов.

У ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*) имеется пестролистная разновидность. На одном и том же растении наряду с зелеными ветвями имеются ветви с листьями, на которых зеленая ткань чередуется с бесцветными полосами и пятнами. Цветки на зеленых ветвях такого пестролистного растения независимо от того, какой пылью их опылять, дают семена, из которых всегда вырастают нормальные зеленые растения. Семена с ветвей, листья на которых лишены зеленой окраски, дают неокрашенные бесхлорофильные проростки. Из семян, завязавшихся на пестролистных побегах, образуется смешанное в различном соотношении потомство, состоящее из зеленых, пестролистных и неокрашенных растений.

Аналогичное явление наблюдалось у пестролистных растений львиного зева, пеларгонии, энетеры, подорожника. Эти факты можно объяснить, предположив, что у пестролистных растений имеется два типа пластид: нормальные и аномальные, не способные образовывать хлорофилл. При размножении из нормальных формируются нормальные, а из аномальных — аномальные (белые) пластиды. Из семяпочки, включающей оба типа пластид, путем митотических делений образуются яйцеклетки, несущие только белые или те и другие пластиды одновременно. На рисунке 41 показан механизм такого случайного распределения зеленых и белых пластид во время митотического деления. В исходной материнской клетке, содержащей зеленые и белые пластиды, при разделении ее перегородкой по линии АВ образуются две дочерние клетки, одна из которых будет иметь только белые, а другая — зеленые и

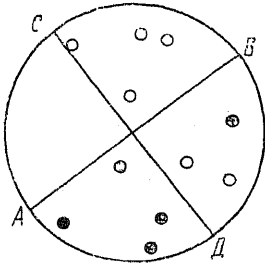


Рис. 41. Схема случайного распределения зеленых и белых пластид во время митоза.

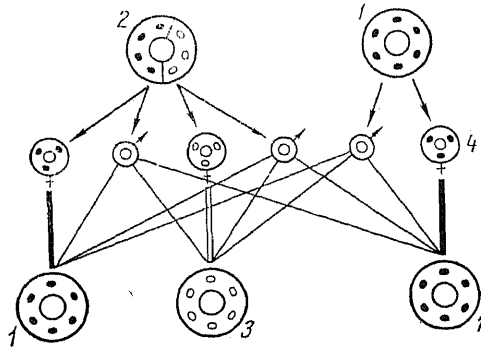


Рис. 42. Проявление пластидной наследственности при реципрокных скрещиваниях: 1 — нормальное растение (пластиды нормальные зеленые); 2 — пестролистное растение (часть пластид зеленые, часть — аномальные); 3 — аномальное растение, обычно нежизнеспособное (пластиды аномальные); 4 — гаметы.

белые пластиды; та же исходная клетка при образовании перегородки по линии *CD* даст одну дочернюю клетку только с зелеными, а другую — с зелеными и белыми пластидами.

Односторонняя, исключительно по материнской линии, передача признаков, связанных с пластидной наследственностью, хорошо может быть показана на примере реципрокных скрещиваний пестролистных и нормальных зеленых растений (рис. 42). Пестролистное растение, если его берут в качестве материнской формы, образует три типа яйцеклеток: с зелеными, смешанными и белыми пластидами. Поскольку спермии отцовского зеленолистного растения пластид не содержат, такое скрещивание даст смешанное потомство, в котором число различных растений будет определяться случайным характером распределения пластид при макроспорогенезе. В обратном скрещивании зеленолистное растение будет образовывать яйцеклетки с зелеными пластидами. Оплодотворяемые спермиями пестролистных растений, они дадут потомство, состоящее только из растений с зелеными листьями. Следовательно, при реципрокных скрещиваниях между нормальными зеленолистными растениями или цветками с нормальных зеленолистных побегов пестролистной особи и цветками с растений или побегов, несущих аномальные пластиды, тип пластид и характер возникающего потомства определяется материнской формой. Нормальное материнское растение дает только нормальное потомство, а аномальное — только аномальное независимо от фенотипа отцовской формы.

### ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ

У многих видов растений с обоеполыми цветками и однодомных изредка встречаются единичные особи со стерильными мужскими генеративными органами. Такие факты были известны еще



Рис. 43. Фертильная (слева) и стерильная (справа) метелки кукурузы.

Ч. Дарвину. Он их рассматривал как склонность вида переходить от однодомности к двудомности, которую в эволюционном отношении считал более совершенной. Таким образом, формирование особей, имеющих мужскую стерильность, представляет собой естественное явление эволюционного процесса

Мужскую стерильность впервые обнаружил К. Корренс в 1904 г. у огородного растения летний чабер (*Satiizeja hortensis*). В 1921 г. В. Бэтсон нашел ее у льна, в 1924 г. американский генетик Д. Джонс — у лука, в 1929 г. А. И. Купцов — у подсолнечника.

В 1932 г. М. И. Хаджинов и одновременно независимо от него американский генетик М. Родс обнаружили мужские стерильные растения у кукурузы. В дальнейшем было установлено, что мужская стерильность широко распространена среди цветковых растений. Мутации, вызывающие мужскую стерильность, описаны в настоящее время у большинства культурных растений.

Мужская стерильность бывает при отсутствии пыльцы или неспособности ее к оплодотворению и проявляется в трех основных формах:

1) мужские генеративные органы — тычинки — совершенно не развиваются; подобное явление наблюдается у растений некоторых видов табака;

2) пыльники в цветках образуются, но пыльца их нежизнеспособна; эта форма стерильности чаще всего встречается у кукурузы (рис. 43);

3) в пыльниках образуется нормальная пыльца, но они не растрескиваются и пыльца не попадает на рыльца; это очень редкое явление наблюдается иногда у некоторых сортов томата.

Мужская стерильность генетически может обуславливаться генами стерильности ядра и взаимодействием ядерных генов и плазмогенов. В соответствии с этим различают два вида мужской стерильности: ядерную, или генную (ГМС), и цитоплазматическую (ЦМС). Ядерная стерильность вызывается мутациями хромосомных генов *ms*. В связи с тем, что гены стерильности рецессивные, а гены фертильности доминантные, при этом типе наследования стерильности от скрещивания стерильных растений с фертильными

все растения  $F_1$  бывают фертильными ( $msms \times MsMs \rightarrow Msms$ ), а в  $F_2$  происходит расщепление на фертильные и стерильные формы в отношении 3:1 в последующих поколениях число стерильных растений от такого скрещивания непрерывно уменьшается. В настоящее время разрабатываются приемы использования ГМС для получения гетерозисных гибридов хлопчатника, подсолнечника и некоторых других культур. В образце дикой однолетней свеклы *V. maritima* обнаружена полная мужская стерильность, обусловленная одним рецессивным геном *ms*. Методом насыщающих скрещиваний этот ген перенесен в сахарную свеклу. У этой культуры он действует независимо от генов *X* и *Z*, восстанавливающих фертильность пыльцы у форм с *S*-цитоплазмой.

Для объяснения причин возникновения ЦМС были выдвинуты три гипотезы. Одна из них, известная под названием вирусной, связывает возникновение мужской стерильности с вирусной инфекцией, которая может передаваться при половом размножении через цитоплазму яйцеклетки. Известно несколько случаев, когда в результате заражения растений вирусами возникают изменения некоторых признаков, связанных с цитоплазмой и передающихся по материнской линии. Однако явления, связанные с цитоплазматической наследственностью, отмечены в опытах, когда вирусная инфекция была полностью исключена.

Вторая гипотеза рассматривает возникновение ЦМС как результат несоответствия цитоплазмы и ядра разных видов при отдаленной гибридизации. Действительно, в ряде случаев, например при скрещивании мягкой пшеницы *Triticum aestivum* с эгилопсом *Aegilops caudata* или *Triticum timopheevi* с *Tr. aestivum*, возникают формы с ЦМС. Однако у многих культур обнаружена ЦМС, не связанная с отдаленной гибридизацией. Поэтому наибольшее признание в настоящее время получила гипотеза, рассматриваю-

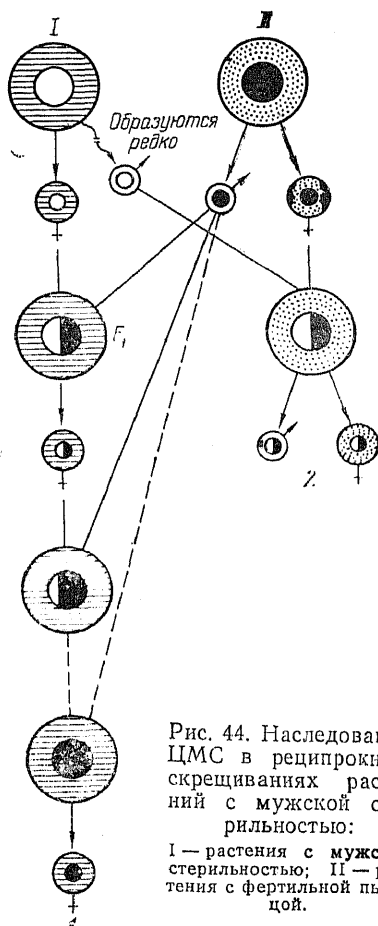


Рис. 44. Наследование ЦМС в реципрокных скрещиваниях растений с мужской стерильностью;

I — растения с мужской стерильностью; II — растения с фертильной пыльцой.

шая возникновение ЦМС в результате специфических мутаций плазмогенов.

Можно утверждать, что цитоплазматическая мужская стерильность обусловлена наследственными изменениями (мутациями) цитоплазмы. Она обычно полностью сохраняется в  $F_1$  и последующих поколениях у всех растений. При этом типе наследования стерильное растение, например кукуруза, опыленное пылью другого сорта или линии, дает потомство, у которого метелка остается стерильной, а остальные признаки изменяются, как обычно при гибридизации. Признак мужской стерильности сохраняется, даже когда все 10 пар хромосом у кукурузы таких стерильных по пыльце растений замещаются в повторных скрещиваниях хромосомами от растений с нормальной, фертильной пылью. Из этого следует, что мужская стерильность устойчиво передается из поколения в поколение по материнской линии, а наследственные факторы, ее обуславливающие, не находятся в хромосомах ядра.

Характер наследования ЦМС хорошо изучен в реципрокных скрещиваниях растений с мужской стерильностью, иногда дающих в небольшом количестве фертильную пыльцу, с нормальными фертильными растениями (рис. 44). При опылении растений стерильной линии фертильной пылью признак стерильности передается гибридам  $F_1$  и последующих поколений. Если такое скрещивание продолжается, то происходит постепенное замещение генов стерильной линии генами линии с фертильной пылью. Цитоплазма материнской стерильной линии постепенно насыщается ядерным наследственным материалом отцовской фертильной линии.

Изменение соотношения ядерного наследственного материала в поколениях растений таких насыщающих скрещиваний выражается следующими величинами.

	Ядерный наследственный материал	
	материнской линии	отцовской линии
	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
Насыщения:		
первое	$\frac{1}{4}$	$\frac{3}{4}$
второе	$\frac{1}{8}$	$\frac{7}{8}$
третье	$\frac{1}{16}$	$\frac{15}{16}$
четвертое	$\frac{1}{32}$	$\frac{31}{32}$
пятое	$\frac{1}{64}$	$\frac{63}{64}$
шестое	$\frac{1}{128}$	$\frac{127}{128}$



С каждым скрещиванием у материнской линии остаётся всё меньше и меньше своих наследственных факторов, они заменяются факторами линии, взятой для насыщающего скрещивания. В результате шести-семи возвратных скрещиваний и отбора получают растения, по всем признакам сходные с отцовской линией, но обладающие мужской стерильностью. Их называют *стерильными аналогами фертильных линий*, использовавшихся в качестве отцовской формы.

При опылении растений фертильных линий пыльцой, которая изредка образуется у растений стерильных линий, гибриды  $F_1$  имеют фертильную пыльцу и при дальнейшем размножении дают растения только с фертильной пыльцой. Следовательно, ЦМС не может быть передана через мужское растение, но стойко передается из поколения в поколение по материнской линии.

Результаты рассмотренного скрещивания, казалось бы, не оставляют никаких сомнений в том, что признак ЦМС генетически связан только с внехромосомными факторами. Но дальнейшее изучение наследования ЦМС показало, что не во всех скрещиваниях стерильных растений с фертильными получается потомство со стерильной пыльцой. В некоторых случаях признак стерильности полностью подавляется у гибридов  $F_1$  и совершенно не проявляется при дальнейшем их размножении или, начиная с  $F_2$ , происходит расщепление на фертильные и стерильные по пыльце растения.

В результате изучения и обобщения экспериментального материала по наследованию мужской стерильности возникло представление о том, что это свойство обусловлено взаимодействием цитоплазмы и генов хромосом, составляющих вместе генетическую систему. Цитоплазма, обуславливающая стерильность пыльцы, получила название ЦИТ<sup>S</sup> (стерильная цитоплазма), а цитоплазма, дающая растения с фертильной пыльцой, — ЦИТ<sup>N</sup> (нормальная цитоплазма). Существует локализованный в хромосомах доминантный ген  $Rf$  (от начальных букв *restoring fertility* — восстанавливающий фертильность), который, не изменяя структуры и специфичности стерильной цитоплазмы, в то же время препятствует ее проявлению. Стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена. Следовательно, только сочетание ЦИТ<sup>S</sup> $rfrf$  может обусловить развитие стерильной пыльцы. Фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы в сочетаниях ЦИТ<sup>N</sup> $RfRf$ , ЦИТ<sup>N</sup> $Rfrf$  и ЦИТ<sup>N</sup> $rfrf$  и на основе стерильной цитоплазмы в сочетаниях ЦИТ<sup>S</sup> $RfRf$  и ЦИТ<sup>S</sup> $Rfrf$ . Таким образом, наследование ЦМС по материнской линии возможно только в скрещиваниях растений

$$\text{ЦИТ}^S rfrf \quad \times \quad \text{ЦИТ}^N rfrf$$

↓  
ЦИТ<sup>S</sup> $rfrf$  (стерильность закрепляется).

Скрещивание ЦИТ<sup>S</sup> $rfrf$  × ЦИТ<sup>N(S)</sup> $Rfrf$  даст половину стерильных и половину фертильных по пыльце растений, а в скрещивании ЦИТ<sup>S</sup> $rfrf$  × ЦИТ<sup>N(S)</sup> $RfRf$  все растения будут фертильными, т. е. происходит полное восстановление фертильности.

Мы разобрали наиболее простой случай наследования стерильности, связанный с взаимодействием стерильной цитоплазмы и одной аллельной пары генов. В настоящее время изучены более сложные генетические системы ЦМС, связанные с проявлением стерильности пыльцы с двумя и тремя генами. Мужская стерильность у сахарной свеклы обусловлена взаимодействием стерильной цитоплазмы (ЦИТ<sup>S</sup>) с двумя ядерными генами ( $X$  и  $Z$ ) и передается в потомстве только по материнской линии. Растение с двумя рецессивными генами и стерильной цитоплазмой имеет генетическую структуру  $Sxxzz$ , что дает полную стерильность пыльцы. Полустерильные типы растений являются гетерозиготными по генам  $X$  и  $Z$  формами:  $SXxzz$ ,  $SXXzz$ ,  $SxxZz$ ,  $SxxZZ$ ,  $SXxZz$ ,  $SXXZz$ ,  $SXxZZ$ ,  $SXXZZ$ . Популяции фертильных растений (ЦИТ<sup>N</sup>) имеют особи с различной наследственной структурой и в их потомстве могут проявляться те или иные типы стерильности. Опыление пыльцой растений  $Nxxxz$  дает полностью стерильные линии. Если же опылитель является дигетерозиготным по генам  $X$  и  $Z$ , то в потомстве будут все три типа стерильности:  $Sxxzz \times NXxZz \rightarrow SXxZz$ ,  $SXxzz$ ,  $SxxZz$ ,  $Sxxzz$ . На проявление стерильности, кроме генетических факторов, некоторое влияние оказывают внешние условия. Например, мужская стерильность лучше восстанавливается при прохладной погоде, достаточной влажности почвы и воздуха в период цветения растений, при укороченном дне и недостатке азота в почве.

ЦМС широко используется при создании на стерильной основе гетерозисных гибридов кукурузы и некоторых других культур.

ЦМС вызывает у растений кукурузы ряд изменений: уменьшается число листьев (на 3—4%), снижается рост растений (до 4—5%), наблюдается небольшая депрессия и по другим признакам. Степень проявления депрессии зависит от генотипа линий: у одних она выражена сильнее, у других слабее. У некоторых линий со стерильной цитоплазмой рост растений даже несколько увеличивается. Депрессия у линий, имеющих ЦМС, частично снимается под действием генов-восстановителей. На продуктивность гибридов стерильность цитоплазмы в среднем отрицательного влияния не оказывает. В неблагоприятные по погодным условиям годы стерильные формы при опылении пыльцой фертильных растений оказываются более продуктивными.

Непосредственной причиной образования форм с ЦМС некоторые ученые считают нарушение синтеза белка в результате мутации в ядре, приводящей к неправильному микроспорогенезу, другие дегенерацию пыльцевых зерен связывают с нарушением снабжения питания пыльников стерильных растений.

При скрещивании специально подобранных линий кукурузы можно получать гибриды, которые на 25—30% превышают по урожайности лучшие сорта. Такие линии высевают чередующимися рядами на участках гибридизации. Но для получения гибридных семян необходимо на растениях материнской формы до цветения вручную удалять все метелки. Эта работа требует больших затрат

труда и должна проводиться очень тщательно. Поэтому широкое производственное использование гибридов кукурузы длительное время сдерживалось. Открытие и использование ЦМС коренным образом решило проблему производства гибридной кукурузы. Путем возвратных насыщающих скрещиваний получили стерильные аналоги материнских линий, гибриды кукурузы перевели на стерильную основу, и их стали возделывать без затрат ручного труда на обрывание метелок.

Широкое использование гибридов у таких культур, как сорго, лук, огурцы, томат, стало возможным только благодаря открытию ЦМС, так как ручная кастрация цветков у них практически невозможна.

По той же причине нельзя было использовать гетерозис у основной зерновой культуры — пшеницы, хотя при скрещивании специально подобранных сортов он проявляется не менее сильно, чем у кукурузы. Теперь генетики и селекционеры работают над созданием гетерозисных гибридов пшеницы на стерильной основе.

### **ПРИРОДА ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

Под влиянием различных внешних условий в организме происходят специфические изменения компонентов цитоплазматической наследственности. Они могут существенно различаться между собой по устойчивости фенотипического проявления. Наименее устойчивые изменения цитоплазмы получили название фенкопий. *Фенкопии* — индуцированные изменения признаков организма, которые сохраняются только в течение его жизни. Потомство такого организма, полученное путем полового размножения, теряет эти признаки и становится нормальным. У дрозофилы добавление в питательную среду  $\alpha$ -диметилтирозина индуцирует фенкопии мутации yellow (желтое брюшко).

При воздействии на личинок дрозофилы высокой температурой развивались взрослые мухи, очень схожие с особями, полученными в результате генных мутаций в хромосомах. Аналогичный эффект наблюдается при добавлении в пищу личинок сублетальных доз цианидов, солей серебра и хинина. Под влиянием повышенной температуры и указанных химических веществ у взрослых особей происходили хорошо видимые изменения фенотипа с частотой 70—90%. При этом было установлено, что характер индуцированных фенотипических изменений у мух зависел от стадии, в которой личинки подвергались воздействию, продолжительности воздействия и от типа индуктора. Следовательно, процесс индукции фенкопий отличается высокой степенью специфичности. Так как у потомства фенкопий, полученного путем полового размножения, изменения отсутствуют, считают, что этот вид цитоплазматической изменчивости связан с индуцированным изменением функции генов или плазмогенов, а не их структуры.

**Длительные модификации.** Временные изменения признаков, вызванные внешними воздействиями на цитоплазму и сохраняю-

щиеся в течение нескольких поколений, называются *длительными модификациями*. При прекращении воздействий полнота и сила проявления этих изменений из поколения в поколение ослабевают. У отдельных представителей потомства длительные модификации иногда обнаруживаются на протяжении нескольких или даже многих поколений.

Длительные модификации могут наследоваться по материнской линии и при вегетативном размножении до тех пор, пока у исходных особей сохраняется возникшее изменение фенотипа.

Большой интерес представляет вопрос о причинах «угасания» длительных модификаций. Длительные модификации занимают промежуточное положение между фенотипами и стабильными мутациями компонентов цитоплазмы. Практически некоторые длительные модификации неотличимы от многих цитоплазматических мутаций.

**Мутации цитоплазмы.** Компоненты цитоплазмы клетки под влиянием индуцирующих воздействий могут претерпевать стабильные наследственные изменения, аналогичные мутациям хромосомных генов. Примером такого сходства хромосомных и цитоплазматических мутаций может служить уже рассмотренный нами случай наследования окраски пластид.

Измененные пластиды, так же как и другие компоненты цитоплазмы, сохраняют свою генетическую непрерывность и несут измененную генетическую информацию.

Генетической непрерывностью и способностью передавать генетическую информацию обладают только ДНК и РНК. Устойчивые изменения генов хромосом связывают с изменением числа и порядка чередования нуклеотидов в ДНК и РНК. Можно было бы предположить, что и нехромосомные мутации имеют ту же биохимическую природу. Но обнаружить ДНК в компонентах цитоплазмы длительное время не удавалось. Лишь в последние годы ДНК была обнаружена в митохондриях и пластидах. Присутствие ДНК в этих органоидах доказано как методом автордиографии, так и путем ее непосредственного выделения.

В тех клетках и частицах, которые не имеют ДНК, но содержат РНК, передача наследственной информации может быть связана с этой нуклеиновой кислотой, как, например, у всех растительных вирусов.

---

**МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

---

Одним из крупнейших открытий генетики за первые десятилетия ее развития стало доказательство связи наследственности организмов с хромосомами. Множеством разнообразных экспериментов, выполненных на различных видах растений и животных, было установлено, что именно хромосомы несут в себе информацию о признаках и свойствах организма, передающуюся от клетки к клетке, от одного поколения к другому.

Хромосомы состоят из белка и ДНК, которые соединены в них в общую надмолекулярную нуклеопротеидную структуру. Большинство ученых считали, что наследственность организмов определяется белковым компонентом хромосом, ДНК же благодаря своему относительно простому строению и химическому составу не может контролировать в организме такой сложный процесс. В начале 30-х годов Н. К. Кольцов высказал идею о том, что хромосома — это гигантская биологическая молекула, обладающая свойством самоудвоения, и что все признаки и свойства организма обусловлены строением белка и взаимодействием его молекул. Эти положения, исходившие из допущения о существовании матричного принципа самоудвоения биологических молекул, направляли изучение явлений наследственности на молекулярном уровне.

К началу 40-х годов создались реальные возможности для изучения молекулярного строения хромосом. Применение новых методов биологических исследований (электронной микроскопии, рентгеноструктурного анализа, метода меченых атомов и др.) и использование микроорганизмов и вирусов для генетических исследований создали совершенно новые возможности для детального изучения наследственных структур клетки.

В течение длительного периода основными объектами генетических исследований были горох, кукуруза и дрозофила. В результате работы с ними получены данные и сделаны открытия, составляющие фундамент учения о наследственности и изменчивости организмов. На этих объектах был разработан и доведен до высокого совершенства основной метод генетики — генетический анализ. Но применение его для более тонких исследований на высших растениях и животных встречало большие трудности. Эти организмы медленно размножаются, и, следовательно, для опытов требуется много времени, у них достаточно сложные циклы раз-

вития, для их разведения нужно много места. Поэтому внимание генетиков все больше и больше привлекали микроорганизмы и вирусы, ставшие с течением времени главными объектами генетических экспериментов. Микроорганизмы легко культивировать, они очень быстро размножаются, просто устроены и так малы, что допускают возможность разведения на очень небольшой площади. Их можно выращивать и размножать как на жидких, так и на твердых средах.

Очень ценными, а в ряде случаев незаменимыми для генетических исследований оказались вирусы. Из бактерий для проведения генетических опытов чаще всего используют кишечную палочку (*Escherichia coli*), клетка которой имеет длину около 2 мкм и диаметр 1 мкм. У бактерий нет ядра, в их цитоплазме находятся рибосомы и хроматин, образующий одну хромосому.

Размножаются бактерии очень просто. Каждая клетка удлиняется и затем расщепляется поперек на две дочерние. Примерно через 20—40 мин таким же точно способом делится каждая дочерняя клетка. Скорость размножения их поразительна. Приблизительно за 6 ч происходит тысячекратное увеличение исходного числа бактерий.

В таблице 10 приводятся данные, показывающие, как изменяются возможности и эффективность генетического анализа в зависимости от численности вовлекаемого в эксперимент потомства.

Изучать биохимические процессы, происходящие в клетке высшего организма, трудно еще и вследствие взаимного влияния клеток и тканей друг на друга. У бактерий же каждая клетка одновременно является и отдельной особью.

10. Разрешающая способность генетического анализа в зависимости от использования различных объектов и численности их потомства (по Г. Понтекорво)

Объекты генетических исследований	Численность изучаемого у них потомства	Установленные генетические явления и закономерности
Горох и грызуны	10 <sup>2</sup> —10 <sup>3</sup>	Закономерности расщепления и независимого комбинирования факторов
Дрозофила	10 <sup>3</sup> —10 <sup>4</sup>	Закономерности сцепленного наследования и обмена генов, локализованных в гомологичных хромосомах. Открытие линейного расположения генов в хромосомах и составление генетических карт
Дрозофила и кукуруза	10 <sup>5</sup>	Явления внутригенных рекомбинаций и мутаций, открытие ступенчатого и ложного аллелизма
Микроорганизмы и вирусы	10 <sup>6</sup> —10 <sup>11</sup>	Выявление сотен мутаций и рекомбинаций и установление внутри гена более мелких элементарных единиц наследственного материала

Микроорганизмы характеризуются большим разнообразием хорошо различимых биохимических и физиологических свойств. Понятие признака и биохимического свойства у микроорганизмов в большинстве случаев совпадает, и благодаря этому удается проследить все последовательные этапы превращений и действия ферментов в реакциях на пути от гена к признаку. Впервые это было продемонстрировано в 1941 г. в простых и эффективных опытах американских генетиков-биохимиков Д. Бидла и Э. Татума с плесневым грибом *Neurospora crassa*. Этот гриб *прототрофен*, т. е. способен благодаря синтезу аминокислот из простых азотсодержащих соединений жить на питательной среде, в которой они отсутствуют. При воздействии на нейроспору лучами Рентгена или ультрафиолетовыми у нее возникают наследственные изменения, являющиеся биохимическими мутациями. Они прерывают процессы синтеза биологически важных соединений, в частности аминокислот и витаминов. Если в результате мутации нарушается синтез какой-либо аминокислоты, то такие мутанты не могут расти без добавления ее в среду извне. Эти мутанты в отличие от нормальных прототрофных штаммов называются *ауксотрофными*. Например, если какой-то мутантный штамм потерял способность образовывать аминокислоту метионин, то, чтобы он не погиб и продолжал расти, ее нужно вводить в среду, но не обязательно добавлять конечный продукт нескольких последовательных реакций, т. е. готовую аминокислоту. Для восстановления нормального синтеза оказалось достаточно ввести промежуточный продукт, если он образуется в цепи реакций не раньше того звена, которое нарушено происшедшей мутацией. Дефект в аминокислотном синтезе, как показали Д. Бидл и Э. Татум, объясняется отсутствием специфического фермента, имеющегося в клетках нормального прототрофного штамма.

Путем сравнения разных мутаций и исследования их влияния на биохимические реакции удалось расшифровать ряд процессов синтеза важнейших органических соединений: аминокислот, витаминов, азотистых оснований и т. д.

Биохимические мутации у нейроспоры выявляют, определяя, какой именно аминокислоты или витамина не хватает мутантным грибам. Для этого их помещают в несколько пробирок со средой, содержащей минимальное количество питательных веществ. В каждую пробирку добавляют по одной аминокислоте или витамину. Если произошла мутация и ген не может больше образовать фермент, участвующий в синтезе какой-то аминокислоты (витамина), то такой мутант будет расти только в той пробирке, в которую добавлена именно эта аминокислота (витамин). Так, пользуясь методом исключения, можно выявить все мутации, образующиеся после каждого облучения грибов.

Д. Бидл и Э. Татум скрещивали мутантные штаммы с нормальными необлученными. Нейроспора в отличие от высших организмов имеет гаплоидный набор хромосом, поэтому у нее расщепление происходит сразу же в первом поколении. Полученные в

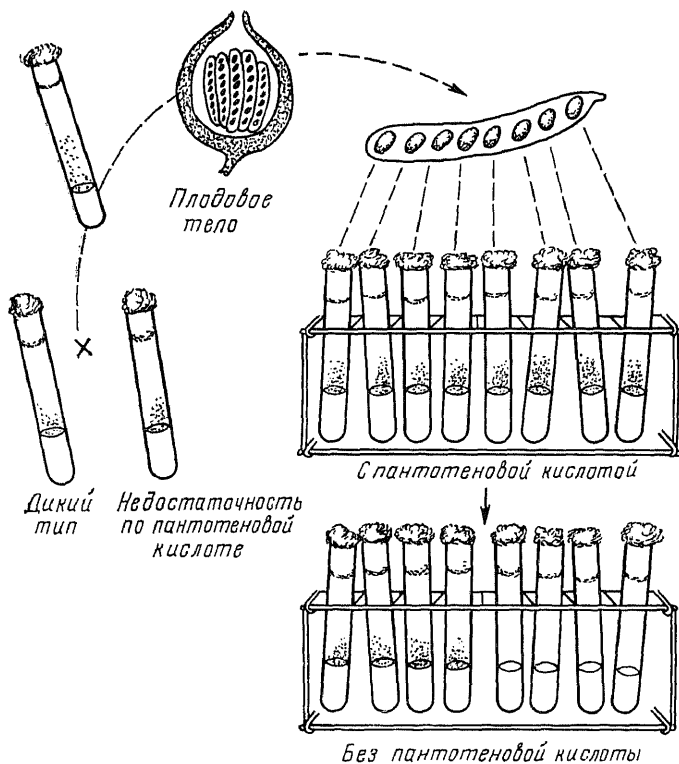


Рис. 45. Биохимические мутации у нейроспоры. В нижнем ряду пробирок показано расщепление в отношении 1 : 1 по гену, контролирующему образование пантотеновой кислоты (по Д. Бидлу).

результате скрещивания споры помещали на среду, в которой отсутствовала та или иная аминокислота (витамин). При этом проросла ровно половина спор. Отношение числа проросших спор к числу непроросших, равное 1 : 1, указывало, что фермент, участвующий в синтезе аминокислоты (витамина), не образовывался в результате повреждения одного гена (рис. 45).

Основываясь на этих опытах с нейроспорой, Д. Бидл и Э. Татум сделали вывод, что способность продуцировать какое-либо соединение является специфической функцией одного гена, управляющего образованием данного фермента. Так в генетике возникла одна из важнейших гипотез: «один ген — один фермент». По этой гипотезе каждый ген определяет в биохимической реакции образование одного фермента. Но поскольку ферменты по своей природе являются белками, было сделано предположение, что вообще синтез всех белков определяется соответствующими генами.

Белки — биологические полимеры. Их полипептидные цепи со-



стоят из чередующихся в определенной последовательности молекул аминокислот, от состава и расположения которых зависят строение и функции белков. Поэтому предположили, что и последовательность аминокислот в полипептидной цепи белковой молекулы определяется или контролируется генами, что в дальнейшем было подтверждено экспериментально. Таким образом, гипотеза Д. Бидла и Э. Татума оказалась верной. Получив подтверждение в многочисленных экспериментах, она была уточнена и в формулировке «один ген — одна полипептидная цепь» стала одной из основных теорий молекулярной генетики. Использование для изучения явлений наследственности микроорганизмов и вирусов, дающих многомиллионное потомство, настолько увеличило разрешающую способность генетического анализа, что стало возможным проникать в молекулярную сущность генетических явлений.

Генетические исследования на микроорганизмах и вирусах и использование физико-химических методов для изучения молекулярного строения хромосом оказались очень плодотворными. В то же время выяснилось, что представление о ведущей роли белковых молекул в явлениях наследственности ошибочно.

Переход исследований влияния хромосом на обмен веществ и передачу наследственной информации с микроскопического уровня на уровень молекулярный стал новым этапом в развитии генетики. Так возникла молекулярная генетика.

Изучение наследственности на молекулярном уровне должно было дать ответ на два важнейших вопроса.

1. Как обеспечивается в клетках сохранение и передача наследственной информации?
2. Как происходит синтез специфических белков, обуславливающих определенные свойства организма?

В результате изучения молекулярного строения хромосом накапливались данные, указывающие на то, что в явлениях наследственности ведущая роль принадлежит не белковой их части, а ДНК.

## **ДНК — ОСНОВНОЙ МАТЕРИАЛЬНЫЙ НОСИТЕЛЬ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

Почти вся ДНК находится в хромосомах — структурах клеточного ядра, являющихся материальными носителями наследственности организмов. В различных организмах содержится разное количество ДНК. Но у одного и того же организма в различных клетках (их ядрах) ее количество одинаково, хотя сами клетки значительно отличаются друг от друга по химическому составу.

Количество ДНК в половых клетках в 2 раза меньше, чем в соматических. При образовании гамет оно уменьшается ровно наполовину и точно восстанавливается в зиготе. Соответственно изменению числа хромосом изменяется количество ДНК в соматических и половых клетках. Таким образом, изменение в клетках количественного содержания ДНК регулируется процессами мейоза

и оплодотворения. Это указывает на прямую связь ДНК с размножением организмов.

Мутагенное действие различного рода излучений и химических веществ на организмы связано в первую очередь с изменением ДНК. Так, было установлено, что спектр мутагенного действия ультрафиолетовых лучей соответствует спектру их поглощения ДНК и не соответствует спектру поглощения хромосомных белков. Белки поглощают ультрафиолетовые лучи в диапазоне 180 нм\*, а ДНК — 260 нм (в том диапазоне, в котором эти излучения вызывают больше всего наследственных изменений). При действии лучей Рентгена на чистые препараты ДНК ее молекулы разрушались. Горчичный газ (иприт) и некоторые другие химические мутагены оказывают на ДНК значительно большее химическое действие, чем на белок и другие вещества клетки.

Важнейшее свойство клетки — способность ее к самовоспроизведению. Но, кроме ДНК, ни один составной компонент клетки, в том числе и все белки, таким свойством не обладают. Способность молекул ДНК к саморепродукции имеет непосредственную связь с клеточным делением и размножением организмов. Молекулы ДНК по сравнению с белковыми обладают огромной устойчивостью. С этим свойством ДНК связано большое постоянство наследственности. Прямым доказательством генетической роли ДНК служат опыты по бактериальной трансформации.

**Трансформация.** В 1928 г. английский бактериолог Ф. Гриффитс наблюдал изменение наследственных свойств бактериальных клеток пневмококков под влиянием какого-то вещества, выделяющегося из других клеток. У пневмококков *Diplococcus pneumoniae* имеется два штамма, хорошо различимых по внешнему виду и болезнетворным свойствам. Клетки одного из них (*S*-штамм) заключены в капсульные оболочки, состоящие из полисахаридов, отличаются высокой вирулентностью и вызывают у некоторых млекопитающих тяжелое заболевание — инфекционную пневмонию. Клетки другого штамма (*R*-штамм) не имеют капсульных оболочек и не вирулентны. В опытах Ф. Гриффитса (рис. 46) мыши, которым вводили вирулентный штамм, погибали. При введении неvirulentного штамма они оставались живыми. Клетки вирулентного штамма, предварительно убитые нагреванием, также не вызывали заболевания.

Казалось бы, ничего нового этот опыт дать и не мог. Но совершенно неожиданные результаты были получены у четвертой группы мышей, которым вводили смесь неvirulentных и вирулентных, но убитых нагреванием клеток. Эти мыши заболели инфекционной пневмонией и тоже погибали, как и мыши первой группы, которым вводили вирулентный штамм. В выделениях таких больных животных обнаруживались капсульные вирулентные клетки пневмококков. Следовательно, взаимодействие неvirulentных и убитых нагреванием вирулентных клеток восстанавливало свойства

---

\* Нанометр; 1 нм =  $10^{-6}$  мм, или  $10^{-9}$  м.

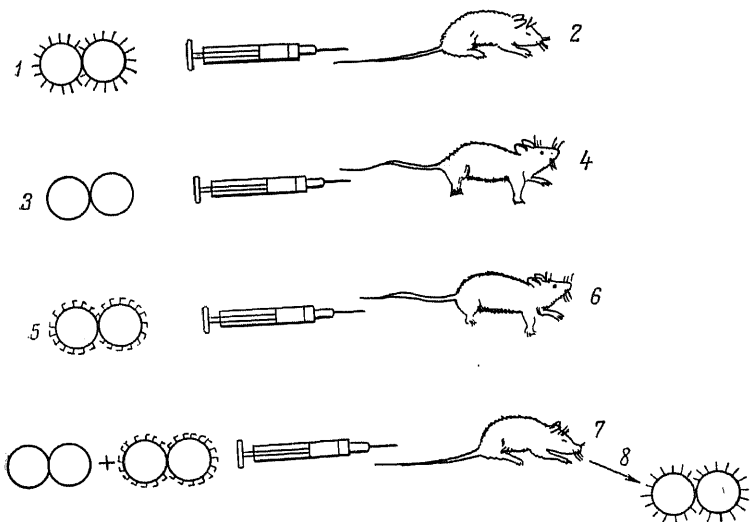


Рис. 46. Схема опытов Гриффитса по трансформации бактерий в живых мышах (in vivo):

1 — вирулентные клетки; 2 — больное животное; 3 — неvirulentные клетки; 4 — здоровое животное; 5 — убитые нагреванием вирулентные клетки; 6 — здоровое животное; 7 — больное животное; 8 — высеv.

и внешние признаки последних. Происходила трансформация — передача особенностей одних клеток другим. Самое интересное в этих опытах заключалось в том, что трансформация происходила под влиянием какого-то вещества небелкового характера, поскольку клетки донора предварительно были убиты.

В начале 30-х годов в ряде опытов была показана возможность трансформации вне организма (in vitro), прямо в пробирке. В одном из таких опытов капсульные клетки пневмококков разрушались и смешивали с бескапсульными клетками. Через некоторое время в результате совместного выращивания некоторая часть бескапсульных клеток превращалась в капсульные и приобретала свойство вирулентности. В последующие годы от одних видов бактерий другим передавали способность образовывать какой-либо белок-фермент, катализирующий в клетке определенный химический процесс. Таким образом, в различных опытах по трансформации под влиянием какого-то вещества у бактерий происходило направленное изменение определенного наследственного свойства.

Ответ на вопрос, что представляет собой это вещество, посредством которого осуществляется бактериальная трансформация, был дан в 1944 г. в экспериментах американских микробиологов-генетиков под руководством О. Эвери. Продукты разрушенных капсульных клеток бактерий были ими разделены на химические компоненты, каждый из которых оценивался на способность вызывать трансформацию признака капсульности. При этом обнаружили, что только одно вещество обладало способностью превращать

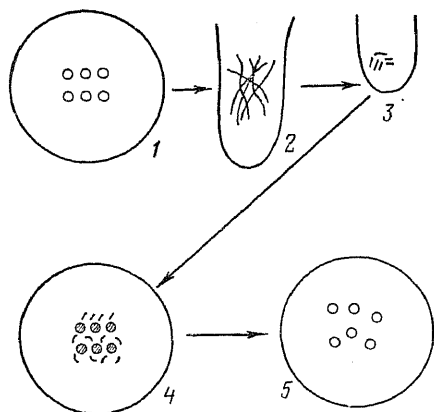


Рис. 47. Бактериальная трансформация неустойчивых к стрептомицину микроорганизмов в стрептомициноустойчивые:

1 — стрептомициноустойчивые клетки, растущие на агар-агаре в чашке Петри; 2 — разрушенные стрептомициноустойчивые клетки в пробирке; 3 — очищенная ДНК из стрептомициноустойчивых клеток; 4 — стрептомициночувствительные клетки на среде, содержащей ДНК из стрептомициноустойчивых клеток; 5 — клетки, трансформированные в соответствии с внесенной ДНК в стрептомициноустойчивые.

бескапсульные клетки в капсульные. С помощью химических методов было показано, что этим веществом, обладающим высокой трансформирующей активностью, является чистая ДНК. Опыт, проведенный в лаборатории О. Эвери, был многократно повторен в отношении трансформации признака капсульности и многих других наследственных признаков у бактерий и получил полное подтверждение.

Путем бактериальной трансформации в пробирке неустойчивые к стрептомицину клетки пневмококков были превращены в стрептомициноустойчивые (рис. 47). У этого вида микроорганизмов имеются два штамма, по-разному реагирующих на стрептомицин: один в присутствии его в среде погибает, клетки другого могут нормально расти. Клетки стрептомициноустойчивых пневмококков разрушили в пробирке, и из них выделили ДНК. После добавления такой очищенной ДНК в среду, на которой развивались неустойчивые к стрептомицину пневмококки, некоторые из них приобретали наследственную устойчивость к этому антибиотику. Таким образом, во всех случаях бактериальной трансформации направленное изменение свойств бактерий вызывала ДНК. В то же время попытки вызвать бактериальную трансформацию другими химическими веществами, входящими в состав клетки, оказались безрезультатными.

В настоящее время изучено много случаев бактериальной трансформации и во всех из них точно установлено, что изменения признаков происходят благодаря ДНК. Открытие О. Эвери и его сотрудников имело для последующего развития генетики выдающееся значение. Установление связи ДНК с наследственными свойствами клетки положило начало изучению закономерностей наследственности и изменчивости организмов на молекулярном уровне.

**ДНК и вирусы.** Вирусы представляют собой особую переходную форму между живой и неживой материей. Это внутриклеточные паразиты животных, растений и бактерий. Вирусы, поражающие бактерии, называют *бактериофагами*, или просто *фагами* (в

буквальном переводе «фаг» — пожиратель бактерий). Вирусы состоят из белковой оболочки, заполненной молекулой нуклеиновой кислоты. В химическом отношении они представляют собой нуклеопротеиды. Частицы одних вирусов содержат ДНК, в состав же других входит только РНК. В последнее время были открыты РНК — ДНК-содержащие вирусы. Их геном состоит попеременно из РНК и ДНК.

Для изучения свойств нуклеиновых кислот и явлений наследственности на молекулярном уровне наиболее широко были использованы фаг Т2, размножающийся внутри клеток кишечной палочки *Escherichia coli*, и вирус табачной мозаики (ВТМ). Частица фага Т2 состоит наполовину из ДНК и наполовину из различных белков. При сильном увеличении у него хорошо различается шестиугольная головка и нитевидный хвост, в конце его имеется пластинка, к которой прикрепляются хвостовые нити. Внутри головки помещается туго скрученная в спираль очень длинная нить ДНК.

Атакуя бактерию, фаг «садится» хвостом на нее и хвостовыми нитями прикрепляется к ее поверхности. Расщепляет оболочку специальными ферментами и затем впрыскивает в клетку хозяина свою ДНК. Белковая оболочка фага при этом остается на поверхности клетки (рис. 48). Попав внутрь клетки, ДНК фага парализует нормальную работу клетки, клеточная ДНК распадается, и синтез белков в ней прекращается. Весь контроль над биохимическим аппаратом клетки переходит к вирусной ДНК, которая полностью переключается на производство белковых молекул, необходимых для репродукции новых вирусных частиц. С огромной скоростью ДНК вируса начинает «штамповать» себе подобные структуры: примерно за 20 мин образуется несколько сотен новых зрелых частиц фага. Они переполняют клетку, оболочка ее разрывается, и частицы фага, выходя во внешнюю среду, готовы поражать новые бактериальные клетки.

Очень наглядно и точно генетическая роль ДНК была установлена А. Херши и М. Чейз благодаря использованию изотопной метки при изучении размножения фага Т2. Белок фага был помечен радиоактивной серой ( $^{35}\text{S}$ ), а ДНК — радиоактивным фосфором ( $^{32}\text{P}$ ).

Такой препарат фага смешивали с суспензией бактериальных клеток. После этого в потомстве фага с помощью специальных счетчиков радиоактивности прослеживали распределение метки. Оказалось, что новые фаговые частицы содержали только испускавший  $\beta$ -излучение радиоактивный фосфор, которым была помечена ДНК. Меченый белок родительского фага дочернему поколению не передавался.  $^{35}\text{S}$  ни у одной частицы в белковой оболочке не содержалась.

Вирус табачной мозаики устроен предельно просто. Он имеет палочковидную форму и состоит из длинной нити РНК, на которую нанизано несколько сотен совершенно одинаковых белковых молекул. РНК у ВТМ выполняет ту же функцию, что ДНК у фагов и других вирусов. Если РНК этого вируса отделить от своего

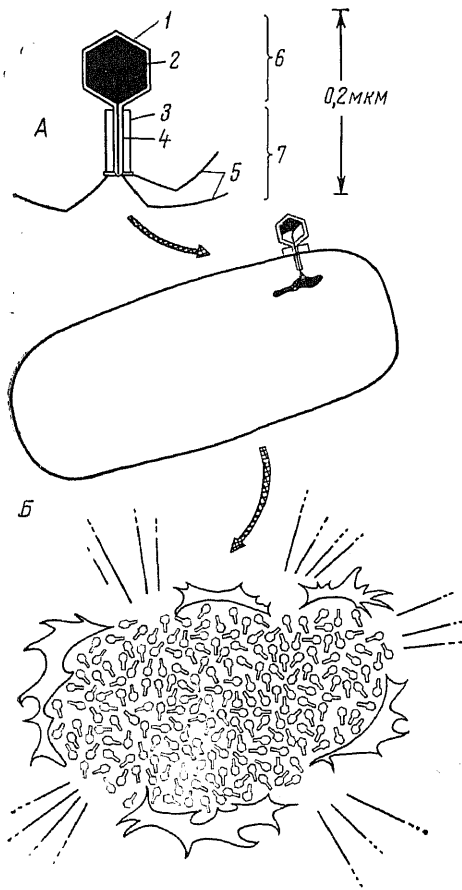


Рис. 48. Схема строения фага (А) и заражения им бактериальной клетки (Б): 1 — белковая оболочка; 2 — ДНК; 3 — футляр отростка; 4 — стержень; 5 — нити; 6 — «головка»; 7 — «хвост».

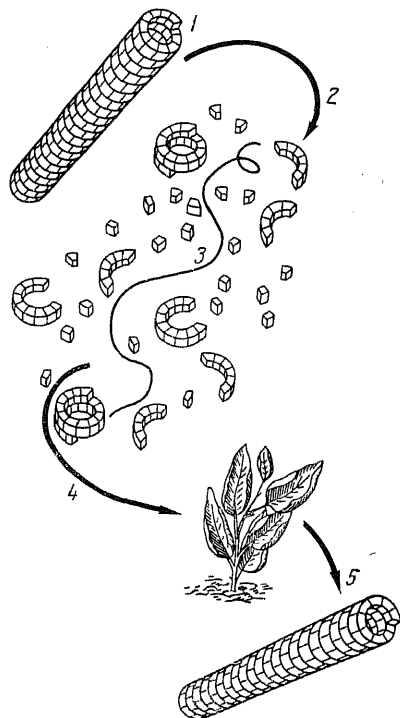


Рис. 49. Схема размножения вируса табачной мозаики (ВТМ) в клетках растений табака:

1 — частица ВТМ; 2 — разрушение вирусной частицы встряхиванием в пробирке с фенолом; 3 — РНК; 4 — выделение РНК и втирание ее в листья табака; 5 — вновь образовавшаяся полноценная частица ВТМ (по Сталю).

белкового «футляра» и ввести внутрь клетки растения, то произойдет заражение и образуются новые многочисленные частицы фага. Это было показано Г. Френкель-Конратом в опыте, схема которого воспроизведена на рисунке 49. Встряхивая в водном растворе фенола суспензии частиц фага, отделяют РНК вируса от его белка. Затем заражают листья табака отдельно каждым компонентом. При этом оказывается, что белковая часть заражения не производит, а втирание в листья РНК вызывает заболевание, сопровождающееся образованием в клетках новых частиц вируса.

Опыты с фагом Т2 и ВТМ убедительно доказывают, что материальная преемственность между заражающей частицей и ее по-

томками обеспечивается исключительно посредством проникающей в бактериальную или растительную клетку ДНК или РНК.

**Трансдукция.** Поражая бактерию, фаг не всегда ее уничтожает. Иногда процесс вирусной инфекции протекает иначе, чем это было описано выше. ДНК фага, попав в клетку, может прикрепляться к бактериальной хромосоме и образовывать так называемый *профаг*. Он может делиться вместе с бактериальной хромосомой и при соответствующих постоянных внешних условиях в течение длительного времени передаваться от одного клеточного поколения другому. Но условия могут измениться так, что начнется репродуцирование частиц фага, и клетка погибнет. При этом отдельные фаговые частицы, как это показали в 1952 г. Н. Циндер и Дж. Ледерберг, в процессе размножения могут случайно захватывать очень небольшие кусочки хромосомы клетки-хозяина и переносить вместе с ними гены из одной клетки в другую. Такой перенос фагами генетического материала из одних клеток в другие называется трансдукцией (от лат. *transductio* — перенос). Прикрепляясь к какой-нибудь другой бактериальной клетке, фаг вместе со своей ДНК впрыскивает в нее и этот захваченный ранее фрагмент. Попав в клетку, такой фрагмент в результате кроссинговера может оказаться в хромосоме бактерии. Если фаг выращивался на одном бактериальном штамме, а затем трансдуцировал другой штамм, генотип последнего может измениться (рис. 50).

У кишечной палочки наряду со штаммом, способным благодаря гену *lac*<sup>+</sup> сбраживать лактозу, имеется мутантный штамм, у которого ген *lac*<sup>-</sup> останавливает этот процесс. Если фаг, выращенный на штамме *lac*<sup>+</sup>, перенести в среду, где развивается штамм *lac*<sup>-</sup>, то некоторая часть бактерий благодаря трансдукции в результате генетической рекомбинации перейдет в форму *lac*<sup>+</sup>. Так, в опытах по трансдукции была подтверждена генетическая роль

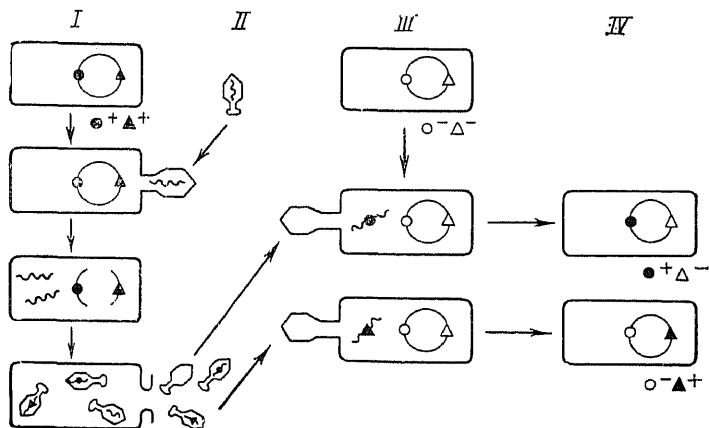


Рис. 50. Схема переноса генетического материала от одного штамма бактерий другому (трансдукция):

I — клетка A; II — фаг; III — клетка B; IV — дочерние клетки.

ДНК. Трансдукция используется для изучения структуры хромосом и тонкого строения гена, а также в экспериментах по генной инженерии.

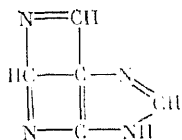
Таким образом, совокупность всех полученных в описанных исследованиях данных убедительно показывает, что ДНК — это химическое вещество, в котором организм сохраняет свои наследственные свойства, т. е. наследственная информация организма записана в структуре молекул ДНК.

## СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ

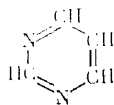
Наследственность всех организмов связана с функциями нуклеиновых кислот. У всех изученных на земном шаре организмов обнаружена ДНК, и только в состав некоторых вирусов вместо нее входит РНК.

На электронной микрофотографии молекула ДНК имеет вид длинной неразветвленной нити. При полном распаде (гидролизе) ее образуются азотистые основания, пентозный сахар — дезоксирибоза и фосфорная кислота. Азотистые основания, входящие в состав обеих нуклеиновых кислот, являются производными двух органических азотсодержащих гетероциклических соединений: пурина ( $C_5H_4N_4$ ) и пиримидина ( $C_4N_2H_4$ ).

Молекула пурина состоит из двух колец атомов, а молекула пиримидина — из одного. Азотистые основания, входящие в ДНК, представлены четырьмя соединениями. Два из них — аденин и гуанин — это производные пурина, два других — цитозин и тимин — производные пиримидина:

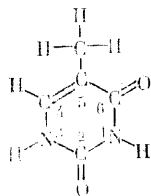


Пури́н



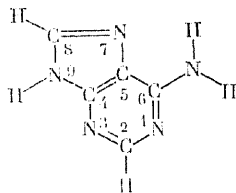
Пиримиди́н

Пиримидиновые  
основания



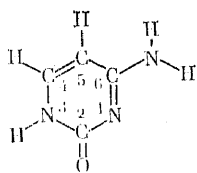
Тими́н

Пуриновые  
основания

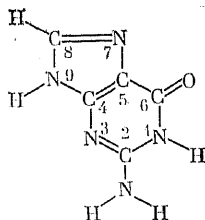


Аде́нин





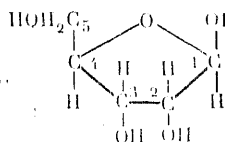
Цитозин



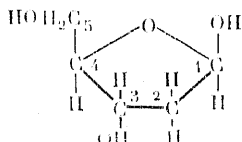
Гуанин

При гидролизе молекулы РНК выделяются те же три типа соединений: азотистые основания, сахар и фосфорная кислота. Но вместо тимина обнаруживается урацил, а вместо сахара дезоксирибозы — рибоза.

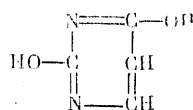
Урацил, как тимин и цитозин, производный пиримидина, а дезоксирибоза отличается от рибозы отсутствием гидроксильной группы у второго атома углерода:



Рибоза



Дезоксирибоза



Урацил

Сходство и различие в химическом составе молекул ДНК и РНК можно представить наглядно.

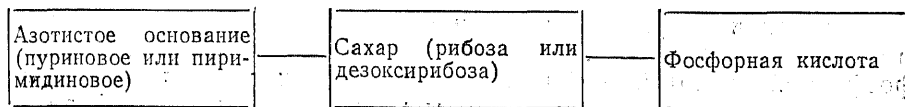
Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)

Аденин  
Гуанин  
Цитозин  
Тимин  
Фосфорная кислота  
Дезоксирибоза

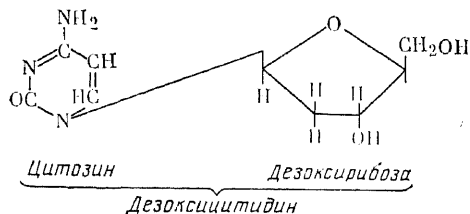
Рибонуклеиновая кислота (РНК)

Аденин  
Гуанин  
Цитозин  
Урацил  
Фосфорная кислота  
Рибоза

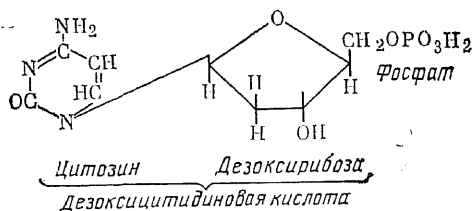
Нуклеиновые кислоты — сложные биологические полимеры. Они состоят из более простых соединений, называемых *нуклеотидами*. Нуклеотиды являются мономерами, основным «строительным материалом» нуклеиновых кислот. Каждый нуклеотид состоит из трех компонентов: молекулы сахара, молекулы азотистого основания и молекулы фосфорной кислоты. Строение нуклеотидов схематически можно представить так.



Сахар рибоза или дезоксирибоза, соединяясь с азотистыми основаниями, образует *нуклеозиды*. Соединения их с рибозой дают рибонуклеозиды, а с дезоксирибозой — дезоксирибонуклеозиды. Например, соединение рибозы и аденина дает нуклеозид аденозин, а дезоксирибозы и цитозина — дезоксицитидин:

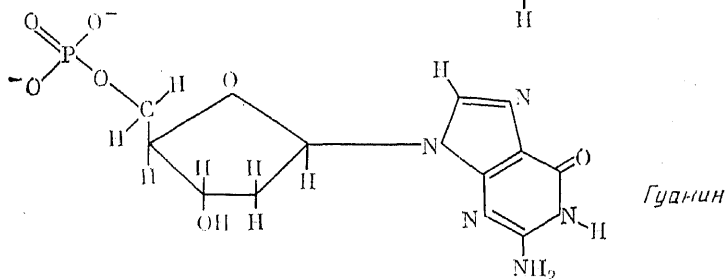
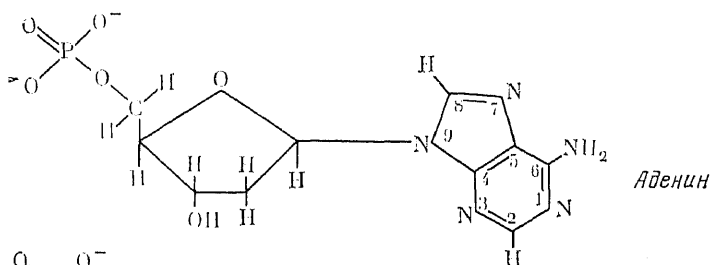
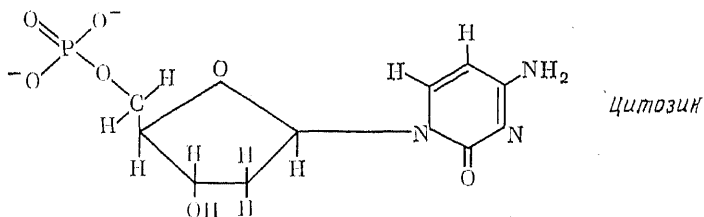
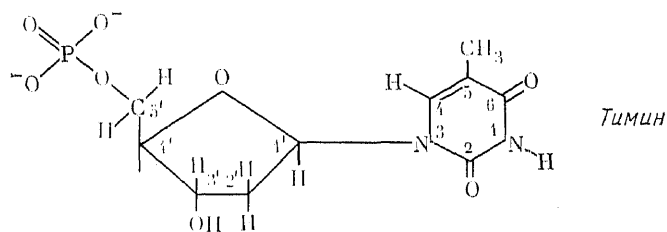


Нуклеозиды, присоединяя к своей гидроксильной группе фосфорную кислоту, образуют фосфорные эфиры, которые и называются нуклеотидами. Если фосфорная кислота соединяется с рибонуклеотидами, получаются рибонуклеотиды, а если с дезоксирибонуклеотидами — образуются дезоксирибонуклеотиды. Например, в результате соединения фосфорной кислоты с аденозином получается рибонуклеотид адениловая кислота, а с дезоксицитидином — дезоксирибонуклеотид дезоксицитидиновая кислота:



Аналогично образуются все нуклеотиды РНК и ДНК. Сахар в нуклеотидах соединяется с основаниями гликозидной связью, а с фосфорной кислотой — эфирными связями. Следовательно, по химическому составу любой нуклеотид — это кислота — фосфорный

эфир нуклеозидов. Молекула РНК состоит из рибонуклеотидов, а молекула ДНК — из дезоксирибонуклеотидов:



Фосфат
Дезоксирибоза  
Дезоксирибозофосфат
Азотистое основание  
Нуклеозиды  
Нуклеотиды

Нуклеотиды в молекулах ДНК и РНК связываются между собой через фосфорную кислоту и образуют длинные цепочки. Нуклеотиды называются по входящим в них азотистым основаниям и сокращенно обозначаются соответствующими начальными буквами этих оснований (табл. 11).

## 11. Нуклеотидный состав нуклеиновых кислот

Основание	Рибонуклеотиды, входящие в РНК	Дезоксирибонуклеотиды, входящие в ДНК	Сокращенные обозначения
Аденин	Аденоловая кислота	Дезоксаденоловая кислота	А
Гуанин	Гуаниловая кислота	Дезоксигуаниловая кислота	Г
Цитозин	Цитидиловая кислота	Дезоксцитидиловая кислота	Ц
Тимин	—	Дезокситимидиловая кислота	Т
Урацил	Уридиловая кислота	—	У

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные соединения, так как в их состав входит очень много нуклеотидов. Молекула ДНК состоит из 10—25 тыс. отдельных нуклеотидов, и ее молекулярная масса равна примерно 4—8 млн. и выше.

Молекула РНК включает 4—6 тыс. отдельных нуклеотидов и молекулярная масса ее равна 1,5—2 млн.

Молекула РНК состоит из одной длинной неразветвленной цепи (рис. 51), ДНК — из двух полинуклеотидных цепочек (рис. 52). Известны три вида РНК: *информационная* (*и*-РНК), называемая иногда матричной РНК или РНК-посредником, *транспортная* (*т*-РНК) и *рибосомная* (*р*-РНК). Молекула информационной РНК состоит из сотен нуклеотидов, длина ее составляет от тысячи до нескольких тысяч ангстрем; *и*-РНК передает наследственную информацию из ядра в цитоплазму; транспортная РНК представлена двадцатью различными формами — по числу аминокислот, входящих в состав молекул белков. Длина ее молекулы около 0,026 мкм, состоит она примерно из 70 нуклеотидов. С по-

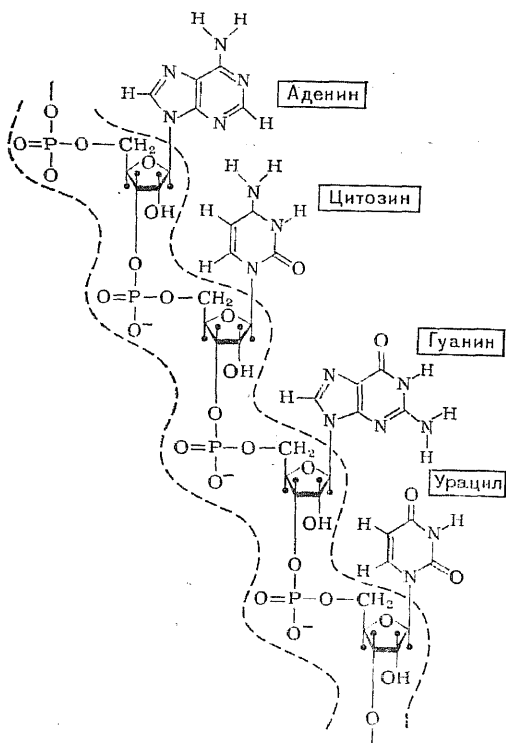


Рис. 51. Структура рибонуклеиновой кислоты (РНК).

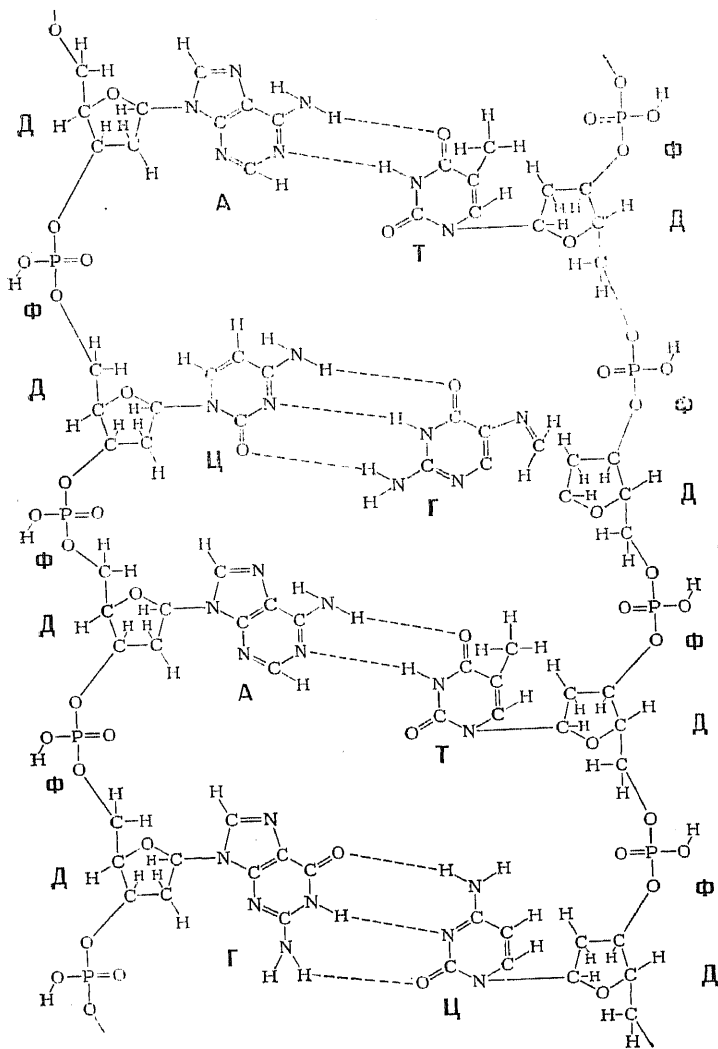


Рис. 52. Участок двойной цепи ДНК.

мощью т-РНК аминокислоты доставляются к месту синтеза белка — рибосомам.

Рибосомная РНК, как указывает само ее название, входит в состав рибосом клетки. Она имеет молекулярную массу 1,5—2 млн. и состоит из 4—6 тыс. нуклеотидов.

В результате взаимодействия трех указанных типов РНК в клетке происходит синтез специфических ферментов и всех белков. РНК всех живых организмов не способна к делению и удвоению, ее молекулы образуются по моделям соответствующих моле-

кул ДНК. Но у многих видов вирусов РНК способна к авторепродукции. Процесс связывания отдельных нуклеотидов в молекулы нуклеиновых кислот называется *полимеризацией*.

Химический анализ показал, что в ДНК любых организмов количество аденина всегда точно соответствует количеству тимина, а количество гуанина — количеству цитозина, т. е.  $A=T$ , или  $\frac{A}{T} = 1$ , а  $C=G$ , или  $\frac{C}{G} = 1$ . Следовательно,  $\frac{A+G}{T+C} = 1$ . Таким образом, сумма пуриновых оснований равна сумме пиримидиновых оснований. Эта зависимость была впервые установлена в 1950 г. американским биохимиком Э. Чаргаффом и получила название правила Чаргаффа. В соответствии с этим правилом нуклеотидный состав разных организмов может варьировать только по величине  $\frac{A+T}{G+C}$  (табл. 12).

Молекулы ДНК у различных растений и животных состоят из одних и тех же нуклеотидов, но очень сильно различаются между собой по их количеству и чередованию в молекуле.

Строение молекулы ДНК долго оставалось неясным. Только в результате обобщения огромного числа фактов, полученных в физических и химических экспериментах, структура ДНК была разгадана. Особенно ценными оказались данные М. Уилкинса, который с помощью метода дифракции лучей Рентгена и сложных математических расчетов установил пространственное расположение атомов, входящих в состав молекул биополимеров, и получил в начале 50-х годов четкие рентгенограммы нитей ДНК.

Не меньшее значение имело и открытое Э. Чаргаффом правило спаривания больших, пуриновых, и малых, пиримидиновых, оснований. Этими данными блестяще воспользовались американский биохимик Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик. В 1953 г. они на основании сопоставления данных рентгеноструктурного и биохимического анализов и математических расчетов предложили свою модель макромолекулярной структуры ДНК (рис. 53). Она

12. Нуклеотидный состав ДНК некоторых организмов  
(по данным А. Н. Белозерского)

Название организмов	Соотношения оснований, %				$\frac{G+C}{A+T}$
	Г	А	Ц	Т	
Человек	19,9	30,9	19,8	29,4	0,66
Крупный рогатый скот	21,2	29,0	21,2	28,7	0,75
Курица	20,5	28,8	21,5	29,2	0,72
Осетр	22,0	29,0	20,0	27,0	0,74
Тутовый шелкопряд	22,5	28,6	21,9	27,2	0,79
Пшеница	23,8	25,6	24,6	26,0	0,94
Папоротник	19,8	29,7	21,0	29,5	0,69
Бурые водоросли	29,5	20,8	29,3	20,4	1,42
Кишечная палочка	26,0	23,9	26,2	23,9	1,09

получила наименование модели Уотсона — Крика. По этой модели молекула ДНК состоит из двух очень тонких длинных цепей, закрученных правильными витками вокруг одной общей для них оси в двойную спираль (она похожа на электрический шнур, состоящий из двух переплетающихся проводов). В 1969 г. в Калифорнийском университете (США) при огромном увеличении удалось получить электронно-микроскопический снимок, на котором хорошо видны обе спирали молекулы ДНК (рис. 54). В бактериальной клетке длина молекул ДНК достигает 1 см, а в клетке человеческого тела более 1 м. Каждая из двух цепочек представляет собой полинуклеотид, т. е. полимер, в котором остатки сахара двух соседних нуклеотидов связаны фосфатными группами. Между собой такие полинуклеотидные цепочки соединены азотистыми основаниями. При этом пуриновые основания, состоящие из двух колец, связаны слабыми водородными связями с пиримидиновыми основаниями, состоящими из одного кольца. Этими же связями удерживаются вместе две цепи всей молекулы.

Аденин всегда связан с тиминном (А + Т), а гуанин с цитозином (Г + Ц). Эти пары азотистых оснований, следовательно, дополнительные (комплементарны) по отношению друг к другу. Дополнительные и обе цепочки молекул ДНК (см. рис. 52). Схематически молекула ДНК может быть изображена в виде винтовой лестницы, ступени которой — это пары азотистых оснований, а боковые стороны — молекулы дезоксирибозы и фосфорной кислоты.

Расстояние между нуклеотидами 0,00034 мкм, диаметр двойной спирали равен 0,002 мкм.

Один полный оборот спирали включает 10 нуклеотидов и занимает расстояние 0,0034 мкм.

Правило Чаргаффа вытекает из попарного соединения пуриновых и пиримидиновых оснований, имеющих разную длину колец. Молекула ДНК на всем протяжении состоит из параллельных нитей и имеет поперечник, равный 0,002 мкм. Это возможно только благодаря тому, что пуриновые основания, имеющие длину кольца 0,0012 мкм, соединяются с пиримидиновыми основаниями с длиной кольца 0,0008 мкм. Если бы пуриновые основания, так же как и пиримидиновые, могли соединяться между собой, то молекулы ДНК имели бы неодинаковый диаметр. Но этого в действительности нет. Диаметр ее по всей длине совершенно одинаков.

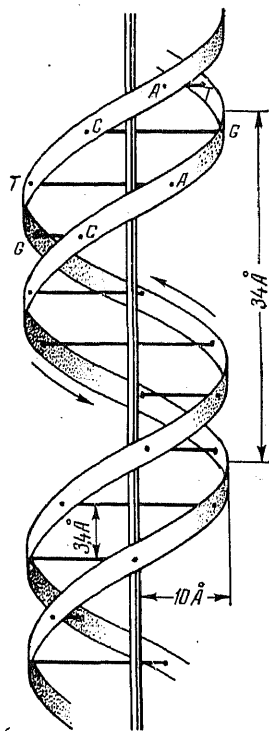


Рис. 53. Схема строения молекулы ДНК по Уотсону и Крику.

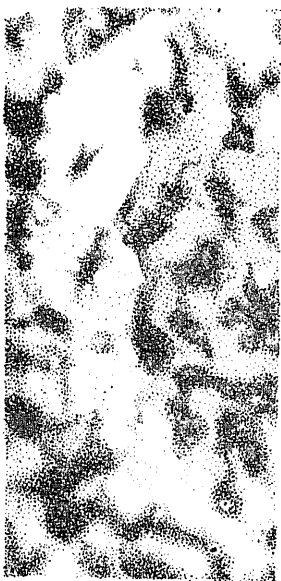


Рис. 54. Двуспиральная молекула ДНК при увеличении в 7 300 000 раз.

и быть легкой. Исходя из гипотезы Уотсона — Крика о репликации ДНК путем разделения цепей, можно было предполагать, что плотность молекулы ДНК в различных генерациях бактерий будет неодинаковой.

В первом поколении потомство перенесенных бактерий должно иметь ДНК средней плотности, так как ее молекулы «гибридные»: они состоят из одной тяжелой и одной легкой цепей. ДНК, выделенная из бактерий второго поколения, должна представлять собой смесь молекул двух плотностей. Та половина ДНК, которая составлена из двух легких цепей, должна иметь нормальную плотность, а та, в состав которой вошла одна тяжелая и одна легкая цепь, должна быть полутяжелой.

ДНК из бактерий второго поколения путем центрифугирования была разделена на две фракции: одна из них по сравнению с тяжелой родительской оказалась легкой, вторая — полутяжелой.

Таким образом, поведение ДНК точно соответствовало предсказаниям, сделанным на основе гипотезы Уотсона — Крика.

**Синтез искусственной ДНК.** Механизм репликации молекул ДНК экспериментально был доказан в 1958 г. американским генетиком А. Корнбергом. В его лаборатории удалось разработать способ выделения из бактериальных экстрактов в чистом виде фермента, способного синтезировать ДНК вне организма (*in vitro*). Этот фермент получил название ДНК-полимеразы. Субстратом для него служила смесь, состоящая из четырех дезоксирибонуклео-

С помощью модели Уотсона — Крика удалось объяснить многие важные биологические свойства ДНК; эта модель общепризнанна.

Одно из важнейших свойств ДНК — способность ее к самоудвоению (репликации). В течение двух клеточных поколений ДНК хромосом *Escherichia coli* метили радиоактивным изотопом водорода — тритием ( $^3\text{H}$ -тимидином). На полученных радиоавтографах были видны нити ДНК в момент раскручивания (V-образная форма) и образование новых двойных цепей.

Убедительные доказательства самокопирования ДНК были также получены в опытах с выращиванием бактерий на среде, содержащей тяжелый азот ( $^{15}\text{N}$ ) (рис. 55). В азотистых основаниях ДНК таких бактерий через некоторое время обычный азот  $^{14}\text{N}$  был полностью заменен изотопом  $^{15}\text{N}$ . Тогда бактерии, содержащие тяжелую ДНК, переносили в среду с  $^{14}\text{N}$ , где они некоторое время росли. Очевидно, на этой среде вновь синтезированная ДНК бактерий должна содержать обычный азот  $^{14}\text{N}$



тидов, входящих в состав молекулы ДНК. Один из дезоксирибонуклеотидов — аденозинтрифосфат (АТФ) — служил одновременно и источником энергии, необходимой для любого синтеза.

При участии ДНК-полимеразы из четырех дезоксирибонуклеотидов образовалось высокомолекулярное соединение, имеющее все свойства и строение природной ДНК. Однако синтез ДНК шел только в случае, если смесь содержала в достаточном количестве все четыре дезоксирибонуклеотида и в нее добавлялась так называемая «затравка».

Такой «затравкой» для ДНК-полимеразы служило небольшое количество ДНК, взятой из любого организма. Без «затравки» искусственная ДНК-синтезирующая система не работала. ДНК-полимераза и «затравка» могли быть неродственного происхождения: для ДНК-полимеразы из *Escherichia coli* «затравку» можно брать из пневмококков или дрожжей.

Одним из самых важных результатов опыта было доказательство того, что соотношение оснований в синтезированной ДНК не зависит от соотношения четырех дезоксирибонуклеотидов, вводимых в смесь. Оно определялось отношением  $\frac{A+T}{G+C}$ , которое имела использованная ДНК-«затравка».

Более тонкий биохимический анализ, проведенный Корнбергом, показал, что имеется не только количественное сходство в соотношении четырех оснований в синтезированной ДНК и ДНК-«затравке», но и большое сходство в последовательности составляющих их нуклеотидов. Из этого следовал вывод о том, что затравочная ДНК служит матрицей, определяющей такую же последовательность нуклеотидов в синтезируемой ДНК, как в ее молекуле. Следовательно, в основе матричной функции ДНК лежит комплементарность оснований.

Так как цепочки молекулы ДНК комплементарны по отношению друг к другу и расположение нуклеотидов на одной из них точно определяет структуру другой, удалось объяснить механизм самоудвоения. В общих чертах он сводится к следующему: двойная спираль молекулы ДНК при участии некоторых ферментов

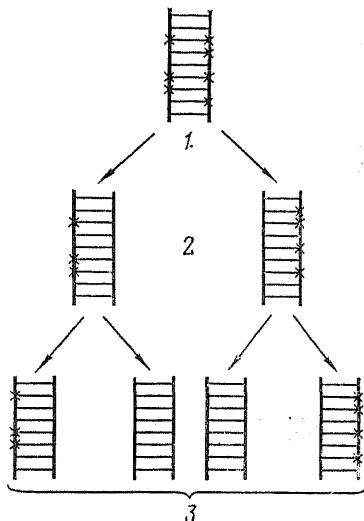


Рис. 55. Авторепродукция молекулы ДНК, меченной тяжелым азотом  $^{15}\text{N}$ :

1 — исходная молекула ДНК (звездочками помечены включенные атомы  $^{15}\text{N}$ ); 2 — гибридные молекулы первого поколения; 3 — распределение тяжелого (меченого) азота по молекулам второго поколения.

начинает раскручиваться, водородные связи между парами оснований рвутся, и цепочки разъединяются. Каждая из них присоединяет имеющиеся в растворе свободные нуклеотиды и строит таким образом дополнительную себе новую цепочку, подобную той, с которой она была соединена ранее. Так из одной молекулы ДНК по типу матричного отпечатка образуются две одинаковые с ней новые молекулы (рис. 56).

Свойство самоудвоения, или самокопирования, молекул ДНК — уникальное. Им не обладают никакие другие молекулы химических веществ. Открытие этого свойства ДНК имело важное значение для объяснения на молекулярном уровне явлений наследственности, связанных с образованием в процессе размножения тождественных клеток.

### ТРАНСКРИПЦИЯ И ТРАНСЛЯЦИЯ. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

ДНК участвует в синтезе всех белков, она определяет их строение и функции. Но целый ряд данных указывает на то, что сама ДНК непосредственно не может быть матрицей в синтезе белков. Во всех клетках, кроме бактериальных, почти вся ДНК находится в хромосомах клеточного ядра, но в то же время хорошо известно, что синтез белка идет главным образом в цитоплазме, где ДНК содержится в ничтожно малых количествах. Следовательно, уже сам факт пространственного разделения ДНК, находящейся в ядре, и белков, синтезирующихся в цитоплазме, указывает на существование какой-то промежуточной матрицы, переносящей генетическую информацию из ядра в цитоплазму — к месту синтеза белков.

В клетках бактерий, не имеющих ядра, ДНК и РНК пространственно не разделены, и наличие промежуточной матрицы для переноса генетической информации на примере этих организмов так просто доказать нельзя. Но именно на бактериях в эксперименте Э. Волкина и Л. Астрахана впервые было показано, что промежуточной матрицей в процессе биосинтеза белка является РНК. В этом опыте ДНК фага позволяли проникнуть в клетки бактерий, а через некоторое время, когда синтез клеточной РНК прекращался, в среду вводили ортофосфорную кислоту, меченную радиоактивным фосфором  $^{32}\text{P}$ . Оказалось, что РНК, образующаяся в исходной клетке, по составу оснований была сходна с фаговой ДНК, на которой она, очевидно, и синтезировалась. ДНК фага имела комплементарность оснований:  $\text{A}=\text{T}$  и  $\text{G}=\text{C}$ , а РНК, вновь образованная в клетках бактерий, была сходна с нею по составу оснований и обнаруживала такую же комплементарность:  $\text{A}=\text{U}$  и  $\text{G}=\text{C}$ .

Прямые доказательства того, что непосредственно на ДНК белок не синтезируется и промежуточной матрицей в этом процессе несомненно служит РНК, были получены в опытах с использованием радиоавтографии. На рисунке 57 показан радиоавтограф клетки, которую на короткое время (15 мин) помещали в среду с

радиоактивным цитидином. При распаде трития ( $^3\text{H}$ ), включаемого в РНК, каждый электрон оставляет след в виде черной точки. Видно, что почти вся вновь образуемая РНК обнаруживается в ядре.

На рисунке 57,2 показан радиоавтограф той же клетки, которую на 12 мин помещали в среду с радиоактивным уридином и затем на более продолжительное время переносили в среду с обычным цитидином. Можно наблюдать, что почти вся цитидиновая метка, обнаруживаемая вначале в ядре, перешла в цитоплазму. Этот опыт показывает, что в клетке вся РНК синтезируется в ядре, т. е. там, где содержится ДНК. Затем почти вся образовавшаяся в ядре РНК переходит в цитоплазму — к месту синтеза белка. В ядре остается только очень небольшая часть РНК, необходимая для образования ядерных белков.

Точными опытами установлена прямая зависимость между содержанием в клетках РНК и количеством синтезируемого ими белка.

Клетки, богатые РНК, синтезируют больше белка, чем клетки, имеющие пониженное содержание ее.

Совокупность большого числа фактов и наблюдений привела к формулированию основного генетического постулата матричной теории наследственности, который схематически обычно выражается так:

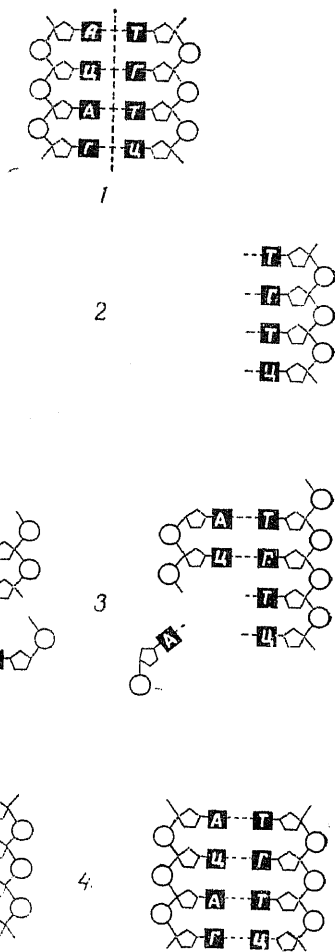
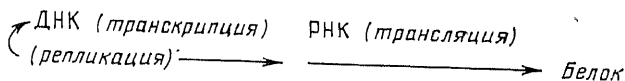


Рис. 56. Схема самоудвоения (репликации) молекул ДНК.

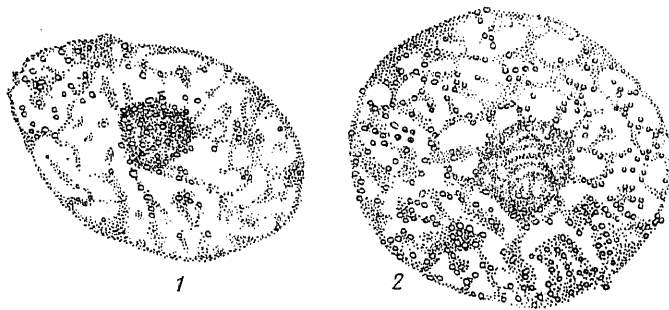


Рис. 57. Радиоавтограф синтеза РНК на ДНК-матрице:

1 — клетка, помещенная на 15 мин в среду с радиоактивным цитидином. Каждая черная точка — след электрона, испускаемого при распаде  $^3\text{H}$  (трития), включенного в РНК. Почти вся новообразованная РНК обнаруживается в ядре. 2 — та же клетка, помещенная на 12 мин в среду с радиоактивным уридином и перенесенная затем на  $1\frac{1}{2}$  ч в среду с немеченным цитидином. Практически вся метка, включенная за первые 12 мин, перешла из ядра в цитоплазму (по Уотсону).

*Репликация* — процесс самоудвоения ДНК, в котором роль матрицы играет сама молекула ДНК. Изогнутая стрелка поясняет, что при репликации молекулы ДНК размножаются путем самокопирования. *Транскрипция* — перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК. Стрелка показывает, что РНК образуется на ДНК-матрицах. Трансляция — процесс, в котором матрицей для биосинтеза белка служит РНК. Она определяет последовательность аминокислот во всех белках. Стрелка указывает, что происходит считывание (трансляция) или перевод информации о нуклеотидном строении РНК на аминокислотное строение белка (рис. 58).

Следовательно, ДНК, входя в состав ядра клетки, благодаря свойству самоудвоения молекул сохраняет свое количественное постоянство при делении клеток, определяет структуру и регулирует синтез образующихся в клетке белков. Но молекулы ДНК не являются непосредственно матрицами в самом процессе синтеза белка. Сначала происходит перенос генетической информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК. Затем последняя сама становится матрицей и в соответствии с информацией, полученной от ДНК, определяет последовательность соединения аминокислот в белковой молекуле.

Теперь, когда нам в общих чертах известна господствующая в молекулярной генетике теория наследственности, рассмотрим, как происходит транскрипция генетической информации. Она осуществляется путем синтеза информационной РНК (*и*-РНК) на ДНК-матрице. Название информационной эта РНК получила за то, что она, проникая через поры ядерной оболочки, несет в цитоплазму (к месту синтеза белка) информацию о порядке чередования нуклеотидов в молекуле ДНК. Строится молекула *и*-РНК на одной из цепочек молекулы ДНК-матрицы во время ее раздвоения при участии специального фермента РНК-полимеразы (рис. 59).

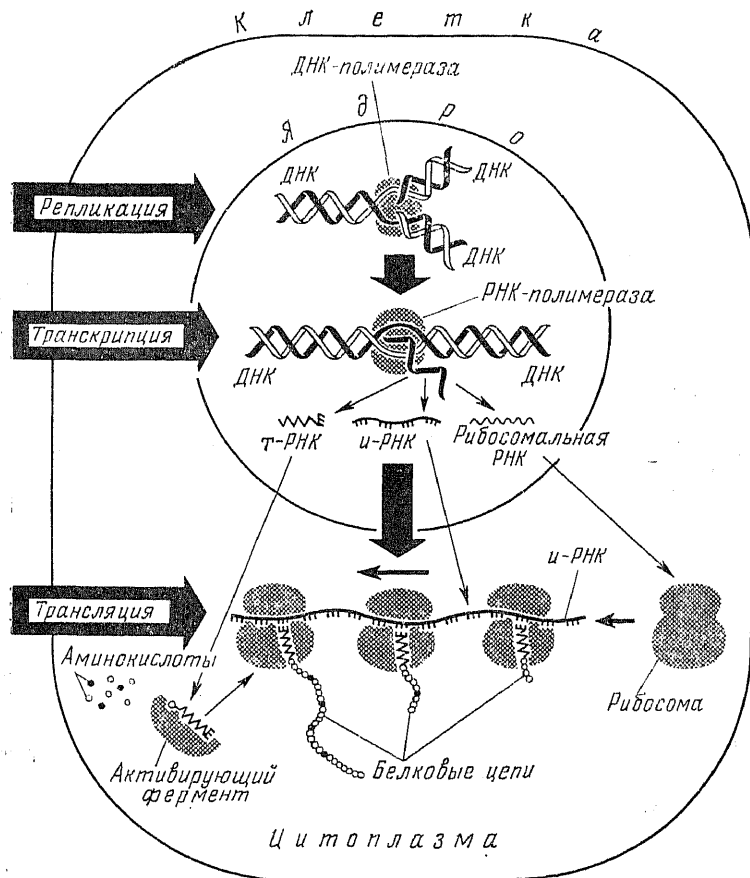


Рис. 58. Схема репликации, транскрипции и трансляции генетического материала в клетке.

Спаривание нуклеотидов идет по принципу комплементарности: последовательность нуклеотидов в молекуле *и*-РНК определяется их последовательностью в цепочке ДНК, при этом гуаниловая кислота соединяется с цитидиловой, тимидиловая — с адениловой, а адениловая кислота ДНК не с тимидиловой, как это бывает при репликации ДНК, а с уридилиновой кислотой. Одна молекула *и*-РНК, как правило, несет информацию о строении одной полипептидной цепи.

Как только заканчивается построение на ДНК-матрице цепи *и*-РНК, она сразу же переходит в цитоплазму и прикрепляется там к одной из рибосом. Вслед за этим начинается синтез белка. Но прежде необходимо познакомиться с генетическим кодом.

**Генетический код.** Любые различия между организмами сводятся к различиям в структурном и количественном составе их

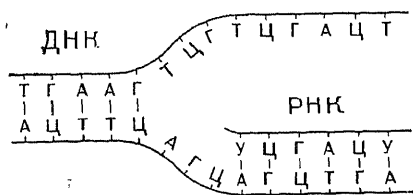


Рис. 59. Формирование молекулы и-РНК на ДНК-матрице.

белков, поэтому один из главных вопросов наследственности заключается в выяснении того, как генетическая информация, записанная в химической структуре молекул ДНК, передается в процессе биосинтеза специфических белков, каким образом она претворяется во все вещественные и функциональные признаки и свойства, которыми определяются особенности последующих поколений клеток и организмов.

Проблема взаимоотношения белков и нуклеиновых кислот — центральная в учении о наследственности.

Белки — биологические полимеры. Макромолекулы их состоят всего из 20 мономеров — аминокислот. Аминокислоты могут входить в молекулы белков в неодинаковых количествах, по-разному в них соединяться и чередоваться между собой и различно располагаться в пространстве. Таким образом, несмотря на огромное многообразие белков, они отличаются друг от друга в своей первичной структуре только порядком расположения аминокислот.

Двадцать аминокислот могут образовать  $10^{24}$  комбинаций. Так как любые различия в признаках сводятся к различиям в белках, то ясно, что такое количество белков создает практически бесконечное разнообразие признаков и свойств организмов. Оно может обеспечить продление эволюции жизни на Земле не менее чем до 10 млрд. лет. Различие хотя бы в одной аминокислоте достаточно, чтобы изменить свойство белка, а следовательно, и признак организма. Например, замена в белковой молекуле гемоглобина, состоящей примерно из 600 аминокислот, одной электрически заряженной глутаминовой кислоты на электрически нейтральную аминокислоту валин ведет к тяжелому малокровию — болезни, получившей название серповидноклеточной анемии. Красные кровяные тельца (эритроциты) у таких больных приобретают форму полумесяца, теряют электрический заряд и не способны поэтому связывать молекулы кислорода. Дети, больные серповидноклеточной анемией, умирают в раннем возрасте. Подобные болезни, возникающие в результате мутаций, затрагивающих молекулярное строение белков, называются молекулярными болезнями.

Каким образом молекулярное строение ДНК определяет биосинтез различных белков? ДНК такой же биополимер, как и белок. Цепь ДНК также построена из чередующихся мономерных звеньев. Но если у белков их 20, то у ДНК — всего 4. Это известные нам нуклеотиды: А, Г, Ц, Т. Так как сахар и фосфорная кислота во всех нуклеотидах одинаковы, то различаются они только азотистыми основаниями. Поэтому различия между ДНК сводятся лишь к порядку размещения азотистых оснований. Их последовательность в молекуле ДНК определяет последовательность аминокислот в молекуле белка.

Следовательно, формы и функции всех организмов, их индивидуальные и видимые различия определяются комбинацией четырех азотистых оснований молекулы ДНК. Последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая размещение аминокислот в синтезируемом белке, называется *генетическим кодом*, или *кодом наследственности*.

Идея генетического кода допускает сравнение азотистых оснований, входящих в ДНК, с буквами алфавита. Возможна, следовательно, аналогия между записью и передачей путем различного сочетания букв любых слов и звуков и содержащихся в них сведений (информации) и определением, «записью» структуры и функций белковых молекул посредством различного сочетания четырех азотистых оснований в молекуле ДНК. Именно в этом смысле говорят, что наследственная информация «записана» в молекулах ДНК.

Поскольку одна и та же наследственная информация «записана» в нуклеиновых кислотах четырьмя знаками (азотистыми основаниями), а в белках — двадцатью знаками (аминокислотами), проблема генетического кода сводится к установлению соответствия между ними. Работа по расшифровке генетического кода потребовала приложения усилий ученых различных специальностей: генетиков, физиков, химиков, математиков. Особенно большую роль в решении этой проблемы сыграли исследования физика Г. Гамова и генетика Ф. Крика — одного из авторов модели строения молекулы ДНК.

Для расшифровки генетического кода прежде всего необходимо было выяснить, какое минимальное число нуклеотидов может определять (кодировать) образование одной аминокислоты. Если бы каждая из 20 аминокислот кодировалась одним основанием, то ДНК должна была бы иметь 20 различных оснований, фактически же их только четыре. Очевидно, сочетание двух нуклеотидов также недостаточно для кодирования 20 аминокислот. Оно может кодировать лишь 16 аминокислот ( $4^2=16$  сочетаний). Сочетание же трех нуклеотидов дает 64 комбинации ( $4^3=64$  сочетания) и, следовательно, способно кодировать более чем достаточное число аминокислот для образования любых белков. Такое сочетание трех нуклеотидов называется *триплетным кодом*. В триплетном коде аминокислоты кодируются тройками оснований (например, УУУ, ЦГЦ, АЦА и т. д.). Участок цепи ДНК из трех нуклеотидов, определяющий включение в белковую молекулу строго определенной аминокислоты, называется *кодоном*.

После обоснования принципа генетического кода необходимо было экспериментальным путем установить, какие конкретные триплеты кодируют каждую из 20 аминокислот. Начало решению этой сложной задачи было положено в опытах американских биохимиков М. Ниренберга и Дж. Маттеи. В 1961 г. на V Международном биохимическом конгрессе в Москве М. Ниренберг доложил об открытии триплета, кодирующего синтез аминокислоты фенилаланина. Ниренберг и Маттеи использовали в своих опытах самую

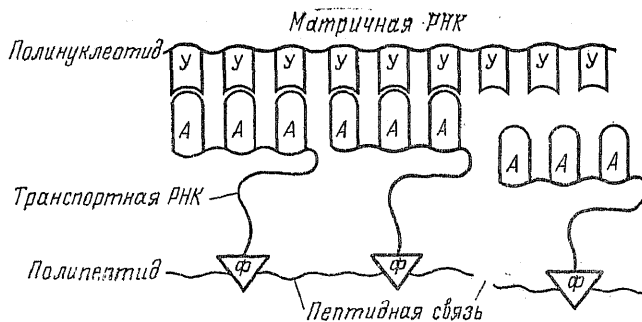
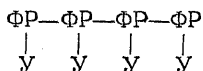


Рис. 60. Схема опыта Ниренберга и Маттеи по синтезу фенилаланина.

простую РНК — полиуридиловую кислоту (рис. 60). Эта синтетическая РНК построена только из уридиловых нуклеотидов:



Полиуридиловую кислоту добавляли в качестве матрицы в выделенный из клеток раствор, содержащий рибосомы. Выпавший при этом осадок оказался белком. Но это был необычный белок — полифенилаланин. Химический анализ показал, что в белковую полипептидную цепь полифенилаланина связывались молекулы только одной единственной аминокислоты — фенилаланина. В растворе имелись все 20 аминокислот, но полиуридиловая РНК выбрала из них только фенилаланин. Если исходить из того, что аминокислотный код триплетен, таким кодом для фенилаланина, очевидно, является триплет, в состав которого входят три уридиловые кислоты. Это и было экспериментально доказано: действительно молекула РНК, состоящая из триплетов урацила (УУУ), кодирует аминокислоту фенилаланин.

Триплет УУУ был первым знаком генетического кода, который удалось расшифровать. Затем последовало множество подобных опытов, когда в бесклеточную систему добавлялись другие синтетические РНК и производился анализ полученных результатов. При добавлении полицитидиловой РНК (поли-Ц) синтезировалась аминокислота пролин. Ее кодом оказался триплет ЦЦЦ. Если брали полиуридиловую кислоту с добавкой полиаденила (поли-А), то получался белок, состоящий главным образом из фенилаланина, но в него входил и изолейцин. По отношению поли-У к поли-А был установлен код для изолейцина — УУА. Так, последовательно комбинируя в синтетических РНК по три основания из четырех, в лабораториях М. Ниренберга и С. Очоа в 1962 г. был расшифрован состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул (табл. 13).

Представление о триплетном коде было подтверждено многочисленными биохимическими и прямыми генетическими экспериментами, основанными на сравнительном анализе мутаций.



### 13. Состав нуклеотидных триплетов

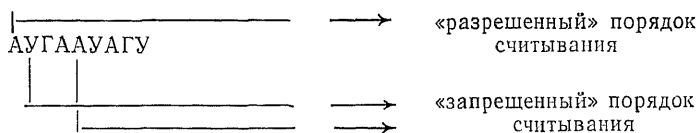
Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ } УУЦ } Фен	УЦУ } УЦЦ } УЦА } УЦГ } Сер	УАУ } УАЦ } Тир	УГУ } УГЦ } Цис	У
	УУА } УУГ } Лей		УАА } Охр УАГ } Янт	УГА } ? УГГ } Три	
Ц	ЦУУ } ЦУЦ } ЦУА } ЦУГ } Лей	ЦЦУ } ЦЦЦ } ЦЦА } ЦЦГ } Про	ЦАУ } ЦАЦ } Гис	ЦГУ } ЦГЦ } ЦГА } ЦГГ } Арг	У Ц А Г
	АУУ } АУЦ } АУА } Илей	АЦУ } АЦЦ } АЦА } АЦГ } Тре	ААУ } ААЦ } Асп	АГУ } АГЦ } Сер	
А	АУГ } Мет		ААА } ААГ } Лиз	АГА } АГГ } Арг	А Г
	ГУУ } ГУЦ } ГАУ } ГУГ } Вал	ГЦУ } ГЦЦ } ГЦА } ГЦГ } Ала	ГАУ } ГАЦ } Асп	ГГУ } ГГЦ } ГГА } ГГГ } Гли	
Г			ГАА } ГАГ } Глу		

Примечание. Охр и Янт — кодоны, которые, вероятно, определяют начало и конец синтеза полипептидной цепи. Названия им даны от названий соответствующих мутантов.

Итак, код триплетен, т. е. определение последовательности аминокислот в молекуле белка производится путем специфического сочетания троек нуклеотидов в цепи ДНК. Когда были расшифрованы триплеты для всех аминокислот, входящих в молекулы белков, оказалось, что большинство из них кодируется не одним, а двумя, тремя, даже четырьмя различными триплетами (см. табл. 13). Например, метионин кодируется одним триплетом (АУГ), лизин — двумя (ААА и ААГ), изолейцин — тремя (АУУ, АУЦ и АУА), серин — четырьмя триплетами (УЦУ, УЦЦ, УЦА и УЦГ). В связи с этим говорят о вырожденности кода и код называют вырожденным. Под *вырожденностью* кода понимают возможность включения в белковую молекулу одной аминокислоты несколькими триплетами. Триплеты не перекрывают друг друга, один триплет не может входить в состав других, каждый из них самостоятельно кодирует свою аминокислоту. Поэтому в полипептидной цепи рядом могут находиться любые две аминокислоты, и возможны какие угодно их сочетания.

Код не имеет «разделительных знаков». В отличие от письменного кода это, как говорят, код без запятых. Триплеты ничем не разделены между собой. Считывание кода происходит линейно, начиная с какой-то определенной фиксированной в цепи ДНК точки (начала гена), и идет только в одном направлении. Выпадение

или вставка какого-либо нуклеотида в молекуле ДНК изменяет состав и последовательность чередования триплетов во всей их цепи. Мы знаем, что каждая *m*-РНК синтезирует один единственный белок. Но, чтобы это было возможно, должно быть «запрещено» считывание со сдвигом на одно или два основания. В противном случае считывание установленной записи нарушится.



Нетрудно видеть, что выпадение или вставка в триплете любого нуклеотида вызывает ошибки в кодировании, возникают «бессмысленные» триплеты, состав их изменяется, так что образование запрограммированного белка становится невозможным. В самом деле при выпадении, например, из первого триплета У произойдет перестройка триплетов: АГА АУА и т. д. При вставке такого же нуклеотида в первом триплете между У и Г получится: АУУ ГАА УАГ и т. д. И в первом и во втором случае изменяется состав триплетов во всей их цепи, и возникают мутации «сдвига рамки», т. е. чтения кода гена.

## СИНТЕЗ БЕЛКА

На основе работ многих ученых в середине 50-х годов была выдвинута матричная теория синтеза белка. Согласно этой теории, синтез белка — очень сложный многоступенчатый процесс. В нем принимают участие ДНК, разные виды РНК и разнообразные ферменты (рис. 61).

Каждый белок синтезируется на своей особой матрице, и для него нужна, следовательно, своя особая *m*-РНК. Одна молекула *m*-РНК транскрибирует последовательность нуклеотидов с отрезка ДНК, равного одному гену, и переносит эту информацию на последовательность расположения аминокислот в полипептидной цепи одного белка. Информационная РНК, проникнув из ядра в цитоплазму и прикрепившись к рибосомам, начинает действовать по отношению к белкам, как матрица.

Процесс синтеза белка состоит из четырех последовательных стадий, или этапов.

**Первый этап** — активирование аминокислот, в результате чего повышается их активность и они легче взаимодействуют друг с другом при соединении в полипептидную цепь. В цитоплазме всегда имеется набор аминокислот, необходимых для синтеза нужных клетке белков, но прежде чем принять участие в этом процессе, они должны быть активированы.

Активирование аминокислоты происходит при взаимодействии ее с аденозинтрифосфорной кислотой (АТФ). Возникает соедине-

ние, в котором весь запас энергии АТФ переходит на аминокислоту, становящуюся при этом более активной. Связывание АТФ с аминокислотой катализирует особый фермент, называемый аминоацил-РНК-синтетазой.

**Второй этап** связан с переносом, или транспортировкой, активированных аминокислот к рибосомам. Эту функцию выполняет транспортная РНК (*t*-РНК). Молекула *t*-РНК по сравнению с молекулой *и*-РНК небольшая, она содержит всего 70—80 нуклеотидов. Ее полинуклеотидная цепочка примерно посредине перегибается, и две половины спирально закручиваются между собой. На одном конце молекулы *t*-РНК должны быть основания, комплементарные соответствующему участку (кодону) в цепи *и*-РНК, а на другом конце — способные «узнавать» определенную аминокислоту. Конец, к которому присоединяется аминокислота, у всех *t*-РНК имеет одинаковые нуклеотиды — ЦЦА.

Для каждой аминокислоты существует своя особая *t*-РНК. Следовательно, должно существовать не менее двадцати разновидностей *t*-РНК — по одной для каждой из двадцати аминокислот, из которых строятся различные белки. Каждая из молекул *t*-РНК присоединяется к «своей» активированной аминокислоте. Следовательно, *t*-РНК выполняет в процессе синтеза белка роль адаптера (от лат. *adaptare* — прилаживать), т. е. вещества, доставляющего и прилаживающего активированные аминокислоты к соответствующим триплетам *и*-РНК — матрицы.

**Третий этап** начинается построением аминокислот в порядке, определяемом чередованием нуклеотидов ДНК на *и*-РНК-матрице и заканчивается замыканием пептидных связей в молекуле белка. Происходит этот процесс в рибосомах с участием фермента пептидополимеразы.

Рибосомы построены из белка и РНК. Эта РНК называется рибосомной (*p*-РНК). Функции *p*-РНК пока точно не выяснены. Предполагается, что неспаренные основания *p*-РНК участвуют в связывании *t*-РНК и *и*-РНК.

Рибосомы связаны между собой в группы или агрегаты, называемые *полисомами*. Электронно-микроскопическими исследовани-

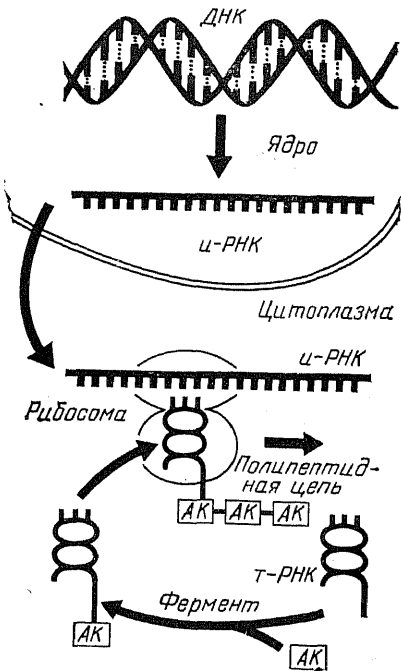


Рис. 61. Схема биосинтеза белка (АК-аминокислота).

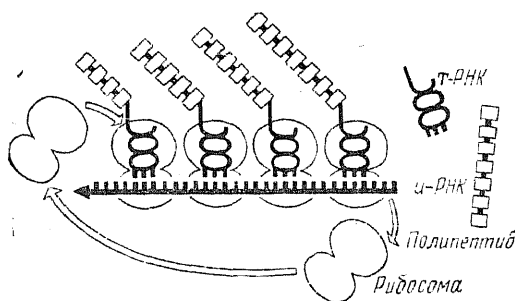


Рис. 62. Синтез белка на полисоме.

ями установлено, что в полисомах рибосомы соединены между собой нитью рибонуклеиновой кислоты диаметром 0,001—0,0015 мкм. Число рибосом, входящих в полисому, определяется длиной молекулярной цепи *m*-РНК.

Прикрепившись на конце нити *m*-РНК, рибосома, к которой *t*-РНК все время доставляют активированные аминокислоты, начинает

синтез полипептидной цепи. Передвигаясь в одном определенном направлении, она считывает по три нуклеотида и добавляет к растущей полипептидной цепи по одной аминокислоте. Достигнув другого конца цепочки *m*-РНК, рибосома отделяется, и в раствор выходит новая синтезированная молекула белка. Для понимания процесса трансляции и механизма синтеза белков на полисомах большое значение имели работы А. С. Спирина. На рисунке 62 видно, что на полисоме одновременно синтезируются четыре полипептидные цепи одного и того же белка. Разница между ними лишь в количестве собранных аминокислот. Сборка белковых молекул на полисоме напоминает работу конвейерной ленты. Молекулярная скорость трансляции и транскрипции огромна — около 1000 триплетов *m*-РНК в одну минуту на одну рибосому, а всего в минуту, например, клетка *E. coli* включает около  $15 \cdot 10^6$  аминокислот в белки. Некоторые локусы транскрибируются за клеточный цикл более 1000 раз.

**Четвертый этап.** В это время линейная молекула полипептидной цепи приобретает объемную структуру. Под влиянием возникающих водородных связей полипептидная цепочка скручивается в спираль, и белковая молекула принимает биологически активную конфигурацию.

**Вывод.** Ведущая роль в биосинтезе белка принадлежит ДНК. В зависимости от расположения кодирующих триплетов вдоль ее цепи на ней синтезируется молекула информационной РНК, которая реализует эту информацию, располагая в соответствии со строением аминокислоты в синтезирующейся молекуле белка.

Таким образом, наследственная информация, все признаки и свойства организма сохраняются в молекулярной структуре ДНК, а реализуется наследственность в процессе биосинтеза белка.

**Синтез ДНК на матрице РНК.** Открытие огромной важности в молекулярной биологии представляет установление фактов РНК-зависимого синтеза ДНК.

В 1960 г. С. М. Гершензон в Институте молекулярной биологии и генетики АН УССР на основе своих опытов с одним из вирусных заболеваний тутового шелкопряда впервые высказал предпо-

ложение о возможности существования РНК-зависимого синтеза ДНК. Через 10 лет Говард М. Темин в Висконсинском университете (США) обнаружил в РНК-содержащих онкогенных вирусах фермент, катализирующий синтез ДНК на матрице РНК. Этот фермент, названный обратной транскриптазой, или ревертазой, в определенных условиях осуществляет обратный синтез (обратную транскрипцию). При этом матрицей служит РНК, на основе которой строится ДНК. Экспериментируя с РНК-содержащими опухолевыми вирусами Рауса (названы по имени их открывателя П. Рауса), Темин пришел к выводу, что они реплицируются в отличие от ДНК-содержащих вирусов с помощью другого механизма передачи наследственной информации. ДНК-содержащие вирусы, проникнув в клетку, присоединяют свою ДНК к клеточной ДНК, клетка перестает синтезировать свои белки и переключается на синтез вирусных белков. Как осуществляется взаимодействие РНК-содержащих вирусов с ДНК клетки, поскольку объединения молекул РНК и ДНК никто не наблюдал, оставалось неясным. Оказалось, что РНК-содержащий вирус, проникнув в клетку, с помощью фермента обратной транскриптазы создает ДНК, которая объединяется с ДНК клетки, в результате чего продолжается образование новых опухолевых клеток и репликация вирусных частиц.

Открытие фермента ревертазы и процесса обратной транскрипции — большое событие не только в генетике, но и в молекулярной биологии вообще. Прежде всего оно внесло изменение в формулировку основного постулата молекулярной генетики: ДНК → РНК → белок. Так как первый этап процесса передачи наследственной информации оказался в некоторых случаях обратимым, теперь эта формула приняла такой вид: ДНК ⇌ РНК → белок.

Открытие процесса обратной транскрипции не поколебало основного генетического постулата матричной теории наследственности, а лишь уточнило его. Оказалось, что в редких, особых случаях РНК может служить матрицей для ДНК. Но генетическая информация всегда сначала переписывается на РНК, а затем переводится (транслируется) на аминокислотную последовательность белков. С белков в нуклеиновые кислоты информация переноситься не может. Здесь природа наложила строгий запрет.

Открытие фермента обратной транскрипции оказало большое влияние на развитие вирусно-генетической теории рака, стимулировало исследования по геной инженерии, ферментативному синтезу генов, феногенетике, иммуногенезу и другим важнейшим проблемам современной биологии. Учитывая важность работы по получению фермента ревертазы и изучение широкого круга теоретических и прикладных проблем, связанных с его использованием, в АН СССР с участием 20 институтов разнообразного профиля выполнен проект «Ревертаза».

**Регуляция биосинтеза белка.** В соответствии с информацией, заложенной в структуре ДНК, организм в процессе роста и развития синтезирует все необходимые ему белки. Все соматические клетки любого высшего организма, как бы они ни были дифферен-

цированы, содержат одинаковое количество ДНК одного и того же типа и, следовательно, несут одну и ту же программу синтеза белков. Однако разные виды клеток отличаются друг от друга по количеству и типу белков, равно как в одной и той же клетке в разное время синтез белков идет с неодинаковой скоростью. Следовательно, в клетке должен существовать какой-то очень совершенный механизм, обеспечивающий избирательный синтез необходимых ей белков и нужное в тот или иной момент их количество.

Сначала у микроорганизмов, а впоследствии и в клетках высших растений было обнаружено приспособительное регулирование синтеза ферментов. Оказалось, что клетки синтезируют не все белки, которые они потенциально способны производить. Чтобы в клетке начался синтез определенного фермента, в нее из окружающей среды должно проникнуть какое-то вещество, способное индуцировать этот процесс. Такое вещество называется *индуктором*. Очень часто им бывает естественный субстрат фермента. Например, если в среду с микробными клетками, растущими на глюкозе, добавить другой вид сахара — лактозу, то он начнет ими сбраживаться так же, как и первый. В этом случае лактоза оказалась тем специфическим субстратом-индуктором, который индуцировал образование в микробных клетках нового фермента. Самое интересное в этом опыте то, что новый фермент образовался в клетке только тогда, когда он ей потребовался.

Но синтез фермента может не только приспособительно индуцироваться, но и подавляться, репрессироваться. Подавление синтеза фермента происходит тогда, когда концентрация какого-либо вырабатываемого клеткой вещества превысит определенный уровень. Часто таким репрессором служит какая-либо аминокислота высокой концентрации, токсичная для клетки. Такая аминокислота-репрессор выключит синтез именно тех ферментов, которые ее синтезируют. Например, бактерии *Escherichia coli* при избытке в среде триптофана перестают образовывать триптофансинтетазу — фермент, синтезирующий эту аминокислоту.

Следовательно, синтез ферментов в клетке регулируется механизмами *индукции* и *репрессии*. Логично было предположить, что индукция и репрессия синтеза белков, как и любые другие процессы клеточного метаболизма, находятся под контролем генов. Это подтверждалось данными изучения у бактерий некоторых биохимических мутаций. Были обнаружены мутации, нарушающие механизм индукции или репрессии. Например, может произойти мутация, в результате которой клетка начинает непрерывно синтезировать фермент независимо от присутствия или отсутствия индуктора. Были обнаружены мутантные штаммы кишечной палочки, которые синтезировали фермент галактозидазу как в присутствии, так и в отсутствие его индуктора — молочного сахара лактозы. Аналогично этому мутация может вывести синтез фермента из-под контроля репрессора. При этом клетка будет продолжать производить фермент и тогда, когда в нем нет надобности и продукт деятельности этого фермента имеется в избытке. Особенность на-

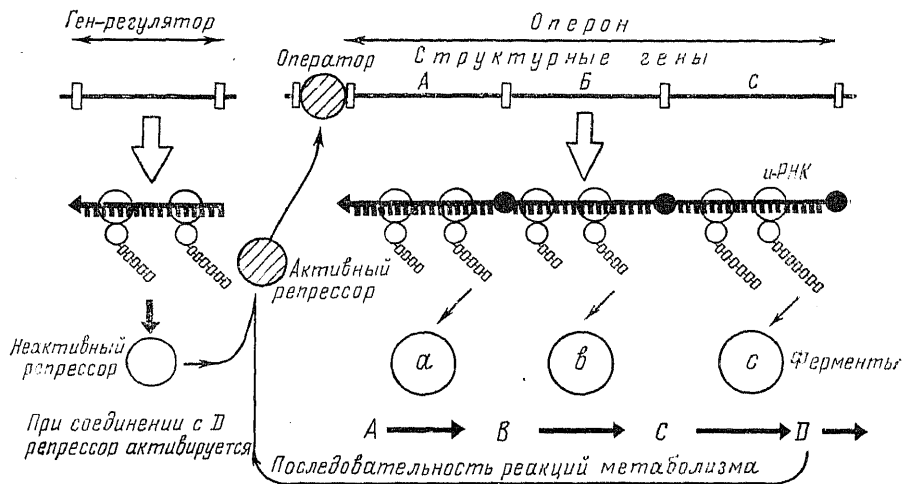


Рис. 63. Принципиальная схема механизма генетического контроля синтеза ферментов у бактерий (по Жакобу и Моно).

званных мутаций состоит в том, что они затрагивают не самый процесс синтеза ферментов, а лишь его регуляцию. Исходя из этих фактов, в результате точных генетических и биохимических экспериментов французские микробиологи и генетики Ф. Жакоб и Ж. Моно создали в 1961 г. стройную общую теорию регуляции белкового синтеза. Разберем основные положения этой теории и основанную на ней принципиальную схему механизма генетического контроля синтеза ферментов у бактерий (рис. 63).

Все гены находятся в большой самовоспроизводящейся молекуле ДНК. Каждый из них представляет собой небольшой участок такой молекулы. Но по своим функциям гены неодинаковы. Одни из них несут информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле, т. е. определяют ее структуру, другие регулируют активность первых и контролируют тем самым процесс поступления информации от ДНК к и-РНК. Первая группа генов получила название *структурных*, вторая — *регуляторных*. Структурные гены, контролирующие синтез ферментов в какой-то одной цепи реакций, расположены обычно рядом друг с другом. Они составляют единый блок, называемый *опероном*, и осуществляют последовательные этапы синтеза одного фермента, работая согласованно, как один элемент. Согласно модели строения хромосом, предложенной Ф. Криком, структурная (информативная) зона оперона, несущая информацию для синтеза белков, расположена в междисковой части хромосомы, регуляторная же (акцепторная) его часть входит в состав дисков.

Гены в опероне или все активны, или все бездействуют. Гены одного оперона осуществляют все следующие одна за другой реакции синтеза конечного продукта. Поэтому синтезируются или

все ферменты в цепи реакции, или не синтезируется ни один из них. Вся группа генов одного оперона включается в процесс синтеза и выключается из него одновременно. Включение и выключение структурных генов составляет сущность всего процесса регуляции. Функции включения и выключения выполняет особый участок молекулы ДНК — *ген-оператор*, расположенный в самом начале оперона. Ген-оператор до тех пор, пока к нему не присоединится молекула репрессора, находится во включенном состоянии. Как только репрессор связывается с геном-оператором, весь оперон выключается, и его гены становятся неактивными. Если репрессора нет, структурные гены включаются, и идет синтез молекул РНК, переносящих в цитоплазму информацию для синтеза всего набора ферментов, вырабатываемых данным опероном.

Репрессор представляет собой вещество белковой природы. Он синтезируется геном, расположенным на каком-то расстоянии от оперона. Этот ген называется *геном-регулятором*. Ген-регулятор непрерывно посылает в цитоплазму и-РНК, содержащую информацию для синтеза белков-репрессоров. Таким образом, функция гена-регулятора заключается в управлении синтезом молекул репрессора, которые затем соединяются с оператором и воздействуют на механизм включения структурных генов оперона. Работа гена-регулятора, вырабатывающего молекулы репрессора, направляется и контролируется цитоплазмой клетки и зависит от внешних условий.

Теперь рассмотрим, как осуществляется сам механизм регуляции. На рисунке 63 можно видеть, что, пока конечный продукт *D* производится в нужном для клетки количестве, репрессор находится в неактивном состоянии, ген-оператор «включен» и структурные гены работают. Как только продукт *D* начинает вырабатываться в количестве, большем, чем это нужно клетке в данный момент, он вступает в реакцию с репрессором, который активируется и, связываясь с геном-оператором, выключает работу всей системы. Но когда в клетке вновь возникает необходимость в биохимической реакции, в результате которой вырабатывается продукт *D*, действие репрессора снимается. Происходит это путем индукции. Индуктором обычно служит то вещество, которое перерабатывается при участии данного фермента, т. е. является его субстратом. Молекулы этого вещества, соединяясь с репрессором, тем самым одновременно освобождают ген-оператор, включающий работу структурных генов, и синтез нужного продукта продолжается. Сигнал на включение в работу оперона дает вещество, исходное в биохимической реакции, идущей с участием синтезируемого фермента, а сигнал на его выключение поступает от вещества, которое образуется в результате той же реакции. Действие такой двусторонней системы сигнализации основано на том, что молекулы репрессора обладают свойством соединяться и с геном-оператором, и с молекулами индуктора.

Механизм генной регуляции синтеза ферментов хорошо изучен у бактерий, расщепляющих молочный сахар (лактозу) с помощью



вырабатываемого ими фермента галактозидазы. Микробная клетка поглощает из окружающей среды лактозу и расщепляет ее с помощью фермента галактозидазы. Если в растворе лактозы нет, фермент для ее расщепления не нужен, репрессор, вырабатываемый геном-регулятором, вступает во взаимодействие с геном-оператором и «запирает» его. Тем самым прекращается работа структурных генов, на которых синтезировалась и-РНК, служащая матрицей для выработки фермента галактозидазы.

Как только в окружающей клетку среде появляется лактоза, она, действуя как индуктор, вступает во взаимодействие с репрессором и связывает его. Одновременно с этим ген-оператор освобождается от репрессора и включает в работу структурные гены: начинается синтез и-РНК и образование фермента галактозидазы. Вырабатываемые геном-регулятором новые порции репрессора продолжают связываться лактозой. Пока в окружающей клетку среде имеется лактоза, все время образуется расщепляющий ее фермент. При израсходовании всех запасов лактозы репрессор освобождается и выключает работу структурных генов. Образование ненужного больше клетке фермента галактозидазы прекращается.

Как видим, генетическая система клетки, используя механизмы индукции и репрессии, может принимать сигналы о необходимости начала и окончания синтеза того или иного фермента и осуществлять этот процесс с заданной скоростью. Таким образом, механизмы регуляции белкового синтеза представляет собой совершенную самонастраивающуюся и самоуправляющуюся биокibernетическую систему, основанную на принципе действия обратной связи. Поступление управляющей информации от ДНК на синтез определенного фермента регулируется потоком обратной информации о произведенном количестве этого фермента и потребности в нем клетки в каждый данный период.

## **СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ ГЕНА**

Изучение структуры и функций гена — основная проблема генетики. Г. Мендель в 1865 г. доказал, что наследственность дискретна. Он сделал вывод о существовании в половых клетках наследственных задатков, определяющих развитие признаков взрослого организма, и назвал их факторами. В гибридном организме фактор данного признака сохраняется в чистоте, не смешивается с другими факторами, не уничтожается и в неизменном виде передается от поколения к поколению. Наука о клетке еще только зарождалась, и поэтому Г. Мендель, естественно, не мог ничего сказать о местонахождении наследственного фактора, его химической природе и механизме влияния на определяемый признак. Но, несмотря на это, учение Менделя о факторах как элементарных единицах наследственности имело основополагающее значение для изучения наследственности и легло в основу теории гена.

В 1909 г. В. Иогансен предложил наследственный фактор называть *геном*. Этот новый термин вскоре получил в генетике признание и стал общеупотребительным. Но Иогансен не пытался выяснить, с какими клеточными образованиями связаны гены. Более того, утверждение о локализации генов в хромосомах клеточного ядра, основанное на данных цитологии, он считал спекулятивным.

Коренные изменения в представлении о гене были внесены в результате работы Т. Моргана и его учеников. Понятие гена в хромосомной теории наследственности получило материальное воплощение.

В работах лаборатории Т. Моргана не был обнаружен кроссинговер между аллельными генами. Считалось, что он может проходить только между неаллельными генами и ген при кроссинговере неделим. На генетических картах хромосом ген обозначался геометрической точкой и, следовательно, не должен был иметь протяженности.

В хромосомной теории наследственности ген представлялся в качестве единицы функции, мутации и рекомбинации. Это обособленный участок хромосомы, последняя, дальше неделимая единица наследственности, он ответствен за развитие одного определенного признака и изменяется (мутирует) как единое целое. Каждый ген образуется путем удвоения материнского гена, но он исключен из обмена веществ, совершающегося в клетке и организме в целом, и остается неизменным при воздействии на него внешних условий. Нетрудно видеть, что, несмотря на огромное значение основных положений хромосомной теории наследственности для дальнейшего развития генетики, в понимании природы гена допускались механистические и метафизические ошибки.

Большое значение для преодоления этих ошибок и создания теории гена имели работы советских генетиков А. С. Серебровского и Н. П. Дубинина. Уже в конце 20-х годов в опытах с дрозофилой были получены данные, показывающие, что ген нельзя рассматривать как корпускулу и последнюю ступень деления наследственного материала, что он в действительности имеет более сложное строение. При изучении мутаций гена *scute achaete*, вызывающего редукцию щетинок на теле дрозофилы, были получены результаты, не укладывающиеся в сложившиеся представления о гене как неделимой наследственной единице. Мутации этого гена, локализованного в одном и том же участке I хромосомы, имели разное фенотипическое выражение. Мутация затрагивала один ген, но у одних особей в результате ее сокращалось число щетинок на голове, у вторых — только на брюшке, у третьих — и на брюшке и на голове.

Особенностью этих аллелей было необычное отношение между собой в гетерозиготе. При скрещивании мутантов друг с другом отношения доминантности — рецессивности проявлялись не полностью. Только если изменения одного участка тела, например уменьшение числа щетинок на брюшке, были выражены у обеих

родительских особей, они передавались потомству. Но если у одной родительской особи имелась мутация, сокращавшая число щетинок на голове, а у другой на брюшке, у потомства никаких изменений по этому признаку не обнаруживалось. Исследование происходило так, как будто бы особи были гомозиготны по гену, влияющему на один участок тела (редукция щетинок на брюшке), и гетерозиготны по гену, влияющему на другой участок тела (редукция щетинок на голове). Но это был один и тот же ген, расположенный в одном и том же участке хромосомы.

Для объяснения данного противоречия было высказано предположение, что ген, определяющий редукцию щетинок на теле дрозофилы, состоит из нескольких участков со сходной функцией. Каждый из этих участков определяет развитие признака на одной какой-то части тела и может мутировать независимо от других. Это явление было названо *ступенчатым аллелизмом*, послужившим основой для создания *центральной теории гена*, которая исходит из представления о его сложном строении. Весь ген (базиген) состоит из отдельных участков — центров, названных *трансгенами*, несущими сходные функции. Между трансгенами одного гена существуют такие же аллельные отношения, как и между отдельными функционально различными генами. Мутация может произойти в одном трансгене и не коснуться других.

Вскоре было обнаружено еще очень интересное явление, названное ложным аллелизмом. При скрещивании дрозофил, мутантных по гену *lozenge*, изменяющему строение глазных фасеток, среди многочисленного потомства, несущего этот признак, был обнаружен очень небольшой процент особей дикого типа. Как можно было объяснить этот совершенно необычный факт? Было предположено, что мутации, изменяющие строение глазных фасеток, затронули два рядом расположенных, но различных участка одного и того же гена. Если у гибридной особи, несущей две такие сходные, но различно локализованные в пределах одного гена мутации, между ними произойдет кроссинговер, то воссоздается хромосома нормального дикого типа. Следовательно, возможно существование мутаций, лежащих в различных, близко расположенных участках одного и того же гена и имеющих сходное фенотипическое выражение. Такой вывод не согласовывался с классическими представлениями, что аллели одной пары занимают в хромосоме строго идентичные участки. Поэтому возникновение мутаций с одним и тем же фенотипом, но способных рекомбинироваться при кроссинговере, и было названо псевдоаллелизмом (ложным аллелизмом).

Открытие ступенчатого и ложного аллелизма и создание центральной теории гена поколебали представление Т. Моргана о том, что ген — это последняя, далее неделимая единица мутации, функции и рекомбинации. Стало очевидным, что мутации могут затрагивать не обязательно полностью весь ген, а происходить в отдельных его участках. Под сомнение ставились представления о гене

как функционально неделимой единице и невозможности его деления путем кроссинговера.

Дальнейшие исследования структуры и функции гена позволили существенно изменить прежние представления о нем. Ген стал пониматься как участок хромосомы, контролирующей развитие определенного признака. Он имеет известную протяженность и состоит из отдельных в той или иной степени различающихся по своим функциям, единиц, которые могут разделяться кроссинговером и самостоятельно мутировать. Эти положения имели огромное значение для дальнейшей разработки теории гена на методологически правильной основе.

Но недостаточная разрешающая способность генетического анализа, использовавшего в качестве основного объекта исследований дрозофилу и другие высшие организмы, не позволяла развить дальше эти работы и изучить тонкое строение гена. Сделано это было значительно позднее, когда для генетических экспериментов были привлечены бактерии и вирусы, а сами исследования стали проводить на более тонком, молекулярном, уровне.

Наиболее сильное влияние на современные представления о структуре и функциях гена оказали работы американского физика и генетика С. Бензера.

В результате этих работ в генетику были введены понятия, связанные с делимостью гена и функциями составляющих его более мелких единиц наследственного материала.

В опытах с фагом T4 С. Бензер не только подтвердил возможность деления гена путем кроссинговера, что впервые было показано еще на дрозофиле, но и доказал, что ген состоит из большого числа очень мелких, способных рекомбинироваться единиц. Оказалось, что линейное расположение нуклеотидов внутри гена отражает линейность их расположения в молекуле ДНК. Разрешающая способность генетического анализа при использовании фагов оказалась настолько большой, что удавалось обнаруживать рекомбинации, происходящие между очень близко расположенными участками ДНК. Наименьшая частота рекомбинаций у этого фага равнялась 0,02%. Участок меньшей длины уже не делился кроссинговером и, следовательно, мог считаться единицей рекомбинации. С. Бензер назвал его *реконом*.

Наименьший участок молекул ДНК, единица которого вызывает появление мутации, получил название *мутона*. Первоначально из опытов С. Бензера следовало, что мутон представляет группу, состоящую из пяти нуклеотидов. Но в дальнейшем в работах по получению мутаций под действием аналогов азотистых оснований было выяснено, что мутон скорее всего соответствует одному нуклеотиду.

В некоторых генетических работах вместо мутона употребляется близкое к нему понятие единицы мутации — *сайт* (от англ. site — место, участок), при этом полагают, что сайт состоит не из одного, а из нескольких нуклеотидов. В принципе понятие «сайт» соответствует понятию «центр» в центральной теории гена.

Наименьшую генетическую функциональную единицу, дальше неделимую на дополняющие друг друга участки, С. Бензер назвал *цистроном*. Несколько цистронов, связанных общей функцией, образуют один *оперон*.

Несмотря на то, что в работах С. Бензера по изучению генетики фага Т4 много гипотетического, для дальнейшей разработки теории гена они имеют большое значение. В результате генетических исследований, выполненных им на вирусах, было установлено, что три свойства гена: функции, мутации и рекомбинации не всегда совпадают и не являются особенностью гена как целостной единицы. Тонкий генетический анализ показал, что гены делимы, т. е. есть значительно меньшие элементарные участки ДНК, чем ген, сохраняющие способность к рекомбинациям и мутациям.

#### Современное представление о гене.

Ген — участок большой самовоспроизводящейся молекулы ДНК, контролирующей последовательность аминокислот в одной полипептидной цепи белковой молекулы (рис. 64). Ген кодирует полипептид или изофермент — определенную фракцию фермента. Он является дискретной единицей наследственной информации, это локус (участок) хромосомы, оказывающий специфическое влияние на развитие организма.

Ген — сложная, делимая, молекулярно-биологическая структура. Он состоит из единиц низшего порядка — нуклеотидов. Их число и взаиморасположение определяют специфичность каждого отдельного гена. Любой ген имеет определенную величину, выраженную числом нуклеотидов и молекулярной массой.

Величина гена связана с размером того белка, который образуется под его контролем. В состав большинства белков входит в среднем 300—500 аминокислот. Если учесть, что молекулярная масса одной пары нуклеотидов равна 660, а ген среднего размера состоит из 1500 нуклеотидных пар, то молекулярная масса гена выразится величиной около 1 000 000. Расчеты показывают, что у кишечной палочки имеется примерно  $10^3$ , у дрозофилы  $10^5$ , у человека  $10^7$  генов. Ген занимает примерно одну десятитысячную часть хромосомы. Как элемент наследственности ген входит в непрерывную линейную структуру хромосом. Каждый ген действует в системе целостного генотипа на ряд признаков, и каждый признак определяется действием многих генов. Гены определяют последовательную цепь процессов морфологической и биохимической дифференциации организмов и непрерывно действуют на протяжении всей его жизни.

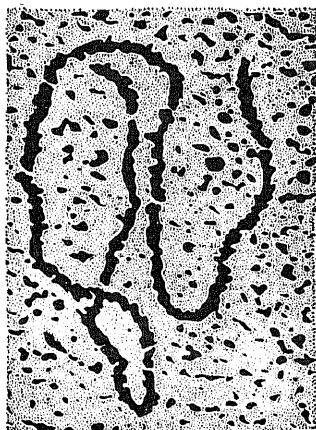


Рис. 64. Отдельный ген, выделенный из ДНК бактерии. Электронная микрофотография при увеличении в 100 000 раз.

Успехи в познании структуры и функций нуклеиновых кислот и необычайно возросшая техника генетического эксперимента позволяют теперь выделять гены в чистом виде, а также осуществлять их химический и ферментативный синтез.

**Выделение генов.** Выделение одного гена из многих сотен или тысяч других генов, составляющих геном, — очень трудная задача. Впервые ее удалось решить в 1969 г. ученым Гарвардской медицинской школы в США под руководством Дж. Беквитса. Была использована способность фагов интегрировать в хромосомы бактерий. Два родственных фага — лямбда ( $\lambda$ ) и фи ( $\phi$ ) 80 интегрировались в разных точках хромосомы *E. coli*. Предварительно в соседние точки был транслоцирован ген, контролирующий фермент  $\beta$ -галактозидазу (*lac* — область). Транслокация в одну из точек была совершена с инверсией, т. е. переворотом гена на  $180^\circ$ . Фаги-трансдуктанты с захваченными генами отщеплялись и размножались в чистом виде. Затем у каждого из них разделили двойную спираль ДНК на отдельные нити. Две одноименные нити обоих фагов соединяли вместе. Поскольку ген *lac*  $\beta$ -галактозидазы к одному из фагов был прикреплен с переворотом, в пределах этого гена соединялись комплементарные, т. е. разноименные, цепи. При гибридизации они образовывали полноценную двойную спираль ДНК. Эта двойная спираль оказывалась очень небольшой, она составляла примерно только  $1/12$  общей длины фага-трансдуктанта, большая же часть одноименных и некомплементарных нитей оставалась несвязанной. Под действием специального фермента, действующего только на однониточную ДНК, эти нити отделялись и получался чистый ген  $\beta$ -галактозидазы — кусочек ДНК величиной 1,4 мкм. Эксперименты по выделению генов продолжаются, разрабатываются новые, более совершенные методы этой операции.

**Химический и ферментативный синтез генов.** Химический синтез гена впервые осуществил в 1970 г. Гобинд Хорана (США). В лаборатории этого ученого удалось химическим путем связать 77 дезоксирибонуклеотидов в цепочку ДНК, комплементарную к аланиновой транспортной РНК (*t*-РНК) пекарских дрожжей. Отрезки цепочки соединялись встык с помощью фермента лигазы. Две синтезированные нити соединялись химическими связями в спирализованную двутяжевую структуру. Такой искусственно созданный биополимер и стал геном аланиновой *t*-РНК, содержащейся в геноме дрожжей. Этот эксперимент — выдающееся достижение биоорганической химии.

Однако с его помощью получить молекулы аланиновой *t*-РНК не удалось. Оказалось, что транспортные РНК синтезируются на гене не в том виде, как они потом существуют в клетках, а в форме более длинной цепочки. Химический синтез гена технически очень труден и требует знания его нуклеотидной структуры. Возможности искусственного синтеза генов неизмеримо возросли в связи с открытием фермента обратной транскриптазы. При наличии матричной (информационной) РНК, соответствующей опре-

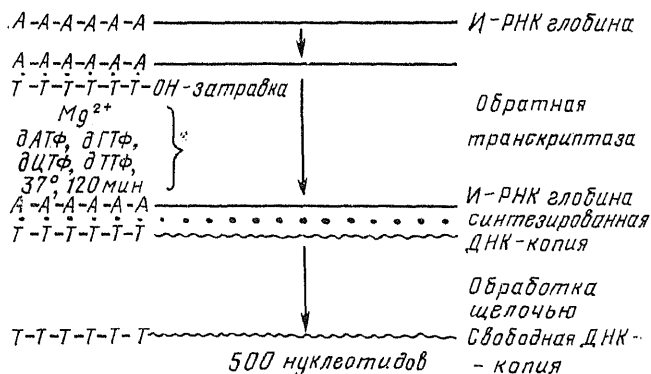


Рис. 65. Схема получения ДНК глобина кролика.

деленному гену, стало возможным ферментативным путем воспроизвести его. Этот процесс основан на транскрибировании гена с молекулы его *и*-РНК. С помощью фермента ревертазы получают *к*-ДНК (ферментативно синтезированная копия РНК), комплементарную *м*-РНК (матричная РНК), которая содержит в себе структурную информацию данного гена. Из полученного набора молекул извлекают *к*-ДНК полной длины и используют ее как матрицу для синтеза второй нити ДНК. Принципиально теперь открыт путь к синтезу любых из существующих генов, независимо от их сложности, предопределяющих своей структурой качество синтезируемых белков и совершенно новых генов из нуклеотидов ДНК.

В 1972 г. в ряде стран были начаты опыты по ферментативному синтезу гена, контролирующего образование глобина — белка, входящего в состав гемоглобина крови. В качестве матрицы использовали проверенную на биологическую активность информационную РНК глобина из клеток человека, кролика и мыши. На этой *и*-РНК, как на матрице, с помощью обратной транскриптазы строились соответствующие гены. Размер молекул полученной синтетической ДНК близко соответствовал *и*-РНК, служившей матрицей, и ожидаемой величине гена глобина. В качестве «затравки» использовали дезокситимидиловую кислоту (рис. 65).

Для доказательства идентичности синтезированных генов естественным их проверяют на биологическую активность. Недавно ученые Массачусетского технологического института (США) синтезировали искусственный ген простейшей бактерии. Пересаженный в живую бактерию, он функционировал как естественный.

Работы по ферментативному синтезу генов в настоящее время широко развернулись в лабораториях многих стран мира.

## ГИБРИДИЗАЦИЯ СОМАТИЧЕСКИХ КЛЕТОК

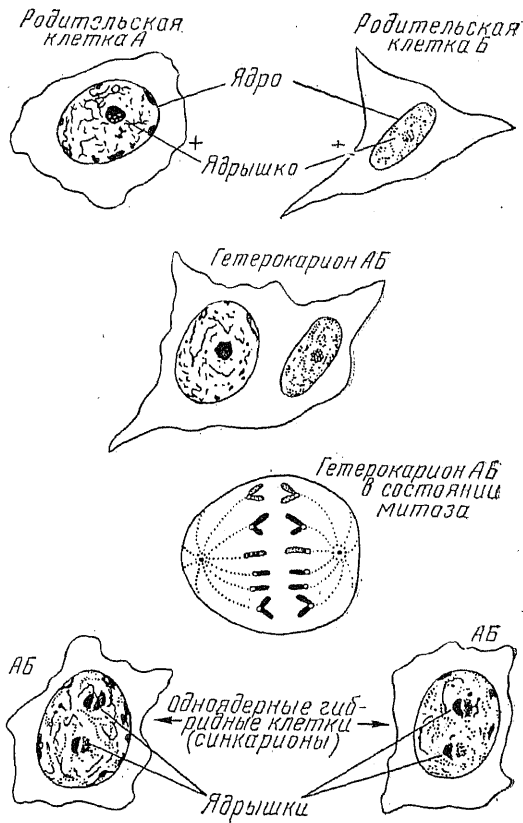
В 1960 г. французский биолог Ж. Барский с сотрудниками, выращивая вне организма в культуре ткани клетки двух линий мышечной, обнаружил в небольшом количестве третий тип клеток. Эти клетки оказались гибридными и могли размножаться *in vitro*. По морфологическим и биологическим признакам гибридные клетки были промежуточными между исходными родительскими клетками. Однако спонтанное слияние клеток в культуре ткани происходит очень редко, поэтому использование таких гибридных клеток для проведения биохимических и генетических экспериментов затруднено.

Было известно, что клетки, зараженные каким-нибудь вирусом, могут сливаться со здоровыми клетками и образовывать гигантские многоядерные клетки. Эти наблюдения использовали И. Окада в Японии и Г. Харрис в Англии для разработки техники гибридизации соматических клеток. Они употребляли для гибридизации вирус Сендай, обладающий способностью сливать клетки между собой. В результате обработки этого вируса ультрафиолетовыми лучами или алкилирующим мутагеном удается повредить его РНК и оставить неповрежденной белковую оболочку. Такой инактивированный вирус утрачивает свои инфекционные свойства, но сохраняет способность сливать соматические клетки. С помощью инактивированного вируса Сендай удалось повысить выход гибридных клеток в несколько тысяч раз. При внесении инактивированного вируса Сендай в смешанную культуру двух типов клеток в некотором количестве образуются многоядерные гибридные клетки — гетерокарионы, содержащие в общей цитоплазме ядра обеих родительских клеток. Большинство многоядерных гетерокарионов быстро погибает, но те из них, которые содержат по одному ядру обеих исходных клеток, часто выживают и размножаются делением. После митоза и деления цитоплазмы из двуядерного гетерокариона образуются две одноядерные клетки (синкарионы), т. е. настоящие гибридные соматические клетки (рис. 66). Каждая из них содержит один набор хромосом линии А и один набор линии В.

Используя вирус Сендай, удалось осуществить слияние клеток абсолютно разных видов организмов и тканей. В качестве родительских брали самые разные клетки животных, человека и бактерий. При слиянии клеток разных видов животных были получены межвидовые гибриды клеток мыши и человека (рис. 67), крысы и человека, человека и китайского хомячка, человека и курицы, человека и москита, крысы и мыши, мула и мыши и др. Оказалось возможным также гибридизировать клетки разных тканей, например лимфоцита и фибропласта, или нормальные клетки с опухолевыми. Такие межвидовые гибридные клетки оказываются жизнеспособными и часто размножаются в течение длительного времени.



Рис. 66. Образование одноядерных гибридных клеток. Формирование двуядерного гетерокариона (АВ) в результате слияния двух родительских клеток, обработанных вирусом Сендай. После митоза из гетерокариона образуются две одноядерные клетки (синкарионы). Каждая из них содержит один набор хромосом линии А и один набор хромосом линии В (по Н. Рингертцу).



Факт совместимости клеток разного происхождения оказался поразительным. Известно, что половые клетки совмещаются только при гибридизации близких по происхождению видов и то с большим трудом. Межвидовые гибриды соматических клеток используют в настоящее время для решения ряда важнейших генетических и биологических проблем. Так, с их помощью оказалось возможным проводить генетический анализ и картирование хромосом у человека. Размножаясь делением, как обычные клетки, соматические гибриды, в силу их митотической нестабильности, в каждом поколении постепенно теряют хромосомы одного из «родителей», происходит так называемая сегрегация хромосом. Например, гибриды клеток человек  $\times$  мышь через сто последовательных клеточных делений, т. е. примерно в течение трех месяцев, полностью утрачивают хромосомы человека. Если с ут-

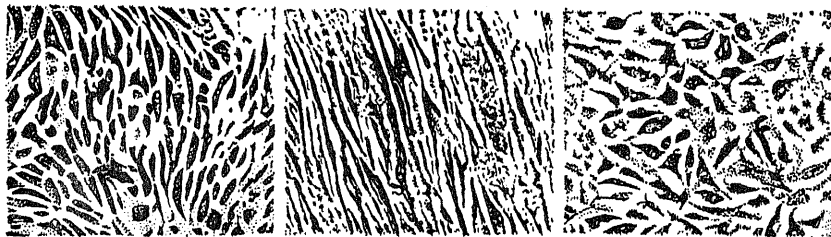


Рис. 67. Гибридизация соматических клеток. Клетки мыши (слева), клетки человека (в центре) и клетки, образовавшиеся в результате их гибридизации (справа).

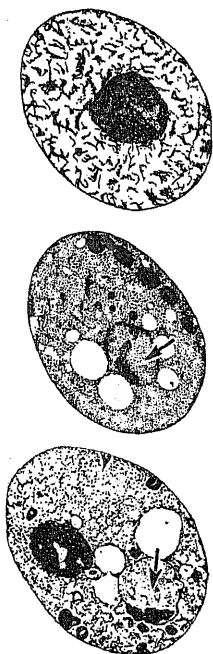
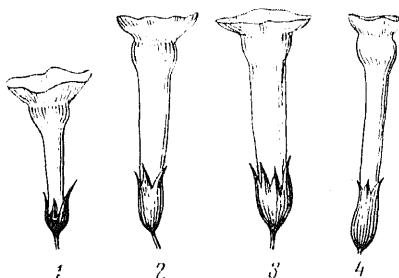


Рис. 68. Гетерокарион дрожжей и куриного эритроцита и его «родителей». Вверху куриный эритроцит. В середине протопласт (голая нитка) дрожжей. Внизу гетерокарион. Стрелка показывает ядро дрожжей.

Рис. 69. Цветки табака:

1 — первого родителя *N. langsdorffii*; 2 — гибрида *N. langsdorffii* × *N. glauca*; 3 — такого же гибрида, но полученного путем слияния протопластов; 4 — второго родителя *N. glauca* (по Г. Смитю).



ратой гибридной клеткой какой-нибудь хромосомы человека перестает вырабатываться определенный фермент, это, как правило, указывает, что ген, контролирующий работу этого фермента, сцеплен с ушедшей хромосомой. Недавно были получены первые гибриды между растительными и животными клетками. В качестве родительских клеток брали эритроциты крови курицы и дрожжевые клетки (рис. 68), а также клетки человека и клетки моркови или табака. Открываются также возможности пересадки ядер растительных клеток в цитоплазму клеток животных.

Гибриды соматических клеток представляют большой интерес для изучения регуляции работы генов, ядерно-цитоплазматических отношений, дифференцировки клеток, а также проблемы злокачественного роста.

Исключительный интерес представляет гибридизация соматических клеток растений. Для получения гибридных клеток растений готовят протопласты путем разрушения клеточных стенок соответствующими ферментами. Слияния протопластов добиваются обработкой их полиэтиленгликолем (ПЭГ) или другими химическими препаратами. В настоящее время путем слияния протопластов получены гетерокарионы двух разных видов табака, сои и гороха, табака и моркови, а также парасексуальные гибриды некоторых других видов растений. Такие гетерокарионы восстанавливают клеточные стенки и размножаются делением. Возникающая гибридная растительная ткань (каллус) может расти на специальной среде, обогащенной растительными гормонами. После образования побегов и листьев такие соматические гибриды при-

вивают на один из родительских видов. Иногда на этих растениях развиваются цветки и образуются семена. На рисунке 69 показаны цветки межвидовых гибридов табака, полученных путем обычной и соматической гибридизации. Получение гибридов растительных клеток путем слияния протопластов сопряжено с очень большими техническими трудностями. Но можно надеяться, что они будут преодолены, и тогда откроются возможности для создания межвидовых гибридов растений, которые нельзя получить путем обычной гибридизации при половом размножении.

## ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ

Открытие способности чужеродной ДНК проникать в клетку хозяина и объединяться с ее геномом привело к возникновению нового направления в молекулярной биологии, получившего название генной (генетической) инженерии. Генная инженерия — целенаправленное изменение наследственных свойств животных и растений путем синтеза, т. е. создания действующих генов искусственным путем, или извлечения генов из одних организмов и введения их в клетки других организмов. Открытие обратной транскрипции делает в ближайшем будущем реальной наиболее совершенную форму генной инженерии — синтез нужных генов и введение их в геном организма, у которого требуется изменить, добавить или исправить какой-либо признак. Теоретической основой генной инженерии является универсальность генетического кода.

В связи с тем, что одни и те же кодоны (триплеты нуклеотидов) программируют включение аминокислот в белковые молекулы у всех организмов — человека, животных, растений, бактерий, а также вирусов — теоретически возможно осуществлять гибридизацию на молекулярном уровне переноса отдельных отрезков ДНК в любые чужеродные клетки. В отличие от обычной гибридизации, когда происходит рекомбинация хромосом родственных организмов, при генной инженерии осуществляется объединение ДНК любого происхождения и может идти обмен генами между далекими родами, семействами, классами и даже царствами (животные и растения) организмов, а также создаются возможности усиления дозового эффекта генов, их проявления в чужеродной среде. При генной инженерии перенос генов осуществляется не половыми клетками, как при обычном скрещивании, и не ядром, как при соматической гибридизации клеток, а с помощью искусственно создаваемых генетических элементов — векторов (векторных молекул). Вектор — специально сконструированная плазида (внехромосомные молекулы ДНК, способные к автономной репликации и передающиеся в дочерние клетки при делении бактерий) или вирус, в геном которых можно внедрить чужеродную генетическую информацию. В качестве векторов используют в основном плазмиды, выделенные из классического объекта молекулярной генетики — кишечной палочки. Перенос гена в чужеродную клетку (трансгеноз) связан с преодолением ряда технических

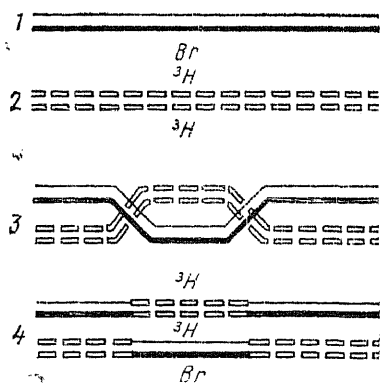


Рис. 70. Схема гибридизации молекул ДНК цыпленка и мыши.  
 1 — ДНК зародыша цыпленка; 2 — ДНК мыши; 3 — начался обмен; 4 — обмен закончен.

к ДНК которых можно химически или с помощью ферментов приращивать почти любые участки ДНК одной клетки и переносить их в другие клетки. Таким путем недавно удалось переместить из клетки мыши в бактерии *E. coli* ген, контролирующий синтез инсулина — гормона, регулирующего сахарный обмен в крови млекопитающих. Видимо, скоро станет доступным получение в бактериальных клетках этого гормона.

У высших организмов большие перспективы для переноса чужеродной наследственной информации открываются в результате разработки метода гибридизации клеток. Недавно доказана возможность трансгеноза с помощью ДНК, выделенной из клеток и освобожденной от примесей (рис. 70). На искусственной среде выращивали клетки зародыша цыпленка. В определенный момент к ним добавляли бромдезоксисуридин, который включался во вновь синтезированные нити ДНК. По этой метке новые синтезированные за время наблюдения нити ДНК можно было отличить от старых. В эту среду одновременно добавляли ДНК, полученную от мыши и меченную тритием ( $^3\text{H}$ ), что позволяло отличить ДНК мыши от ДНК цыпленка, которая или содержала, или не содержала в качестве метки бром. Через некоторое время после размножения клеток из них выделяли ДНК и выявляли в ней распределение меток по бром (ДНК цыпленка) и тритию (ДНК мыши). При этом обнаружился обмен кусочками их ДНК: ДНК мыши включалась в ДНК цыпленка и наоборот.

Возможное практическое использование генной инженерии исключительно велико. В первую очередь оно касается разработки новых методов лечения наследственных заболеваний человека, связанных с нарушениями обмена веществ. В настоящее время делают только первые шаги к решению этой проблемы. Однако уже показано, что отдельные гены бактерий способны функционировать

трудностей. Не менее сложно выделить или искусственно синтезировать химически или ферментативно нужный ген или блок генов для этой операции.

Еще большие трудности возникают в связи с необходимостью адаптации введенного гена в новой для него генной и физиологической среде. Ген, введенный в новый организм извне, должен быть встроен в его генетический аппарат и начать функционировать в сложной исторически сложившейся системе регуляторных блоков. В настоящее время известно несколько методов трансгеноза. Один из них — трансдукция, т. е. использование вирусов и фагов (фаги лямбда, мю и др.),

в геноме человека. Это открывает новые пути для генотерапии путем замещения патологических генов, обуславливающих дефекты обмена веществ, нормальными.

Заманчивой представляется проблема биологической фиксации азота — создание культурных злаков, содержащих гены фермента нитрогеназы, необходимого для ассимиляции атмосферного азота. Такие гены известны у некоторых видов бактерий, которым не требуются для роста соли аммиака или азотной кислоты. У них имеется ген *nif*, обеспечивающий  $N_2$ -фиксацию. Этот ген кодирует синтез фермента нитрогеназы, который обеспечивает превращение атмосферного  $N_2$  в аммоний, используемый в дальнейшем в синтезе аминокислот. Однако внесение бактериальных *nif*-генов в растительные клетки представляет сейчас еще очень большие трудности, так как процесс фиксации азота требует значительных затрат энергии (АТФ) и в силу того, что ферменты нитрогеназного комплекса не могут работать в присутствии кислорода. Произведен перенос этих генов от азотфиксирующей бактерии *Klebsiella pneumoniae* в *Escherichia coli*, которая приобрела способность использовать для построения своих белков азот воздуха. В самое последнее время показана возможность переноса генов бактерий в клетки растений. Включение в геном растительных клеток бактериальных генов и синтетических матриц для придания им новых свойств имело бы огромное значение. Генная инженерия может в дальнейшем беспредельно изменять возможности отдаленной гибридизации растений.

---

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРГАНИЗМОВ**

---

Одно из важнейших проявлений жизни — изменчивость организмов, которая всегда сопровождает их размножение. Изменчивость выражается в различиях между особями по признакам тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска) и функций. Различия между особями одного вида могут зависеть от изменений самих наследственных факторов — генов, полученных ими от родителей, и внешних условий, в которых реализуется генотип и происходит развитие организма. В соответствии с этим изменчивость организмов выражается в двух видах: *генотипической* и *модификационной*.

Генотипическая изменчивость связана с изменением клеточных структур, обеспечивающих воспроизведение новообразований, с изменением генотипа организма. Генотипическая изменчивость делится на комбинационную и мутационную.

*Комбинационная, или гибридная, изменчивость* характеризуется появлением новообразований в результате сочетания и взаимодействия генов родительских форм. Хотя новых генов при комбинационной изменчивости и не возникает, ее роль в селекции растений, животных, микроорганизмов и эволюционном процессе исключительно велика.

*Мутационная изменчивость, мутации* (от лат. *mutatio* — изменение, перемена) вызывают структурные изменения генов и хромосом, ведущие к появлению новых наследственных признаков и свойств организма. Процесс возникновения мутаций называется мутагенезом, который делится на естественный, или спонтанный, и искусственный, или индуцированный. Мутации возникают внезапно, скачкообразно, в подавляющем большинстве случаев с очень небольшой частотой. Они представляют важнейший источник наследственной изменчивости, тот основной «строительный материал», который используется в эволюции организмов.

*Модификационная (фенотипическая) изменчивость* не вызывает изменений генотипа. Она связана с реакцией одного и того же генотипа на изменение внешних условий, в которых протекает развитие организмов и которые создают различия в формах его проявления.

Один и тот же генотип проявляется в разных фенотипах. Генотип и фенотип — важнейшие понятия генетики, они были предложены В. Иоганнсенем в 1909 г.

**Генотип** (от греч. *genos* — рождение, *typos* — отпечаток, образ) — совокупность всех генов организма, его наследственная материальная основа. **Фенотип** (от греч. *phainos* — являться, *typos* — отпечаток, образ) — совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа. Фенотип особи, по Иоганнсену, — вся сумма доступных наблюдению или анализу индивидуальных ее признаков. Любой фенотип организма представляет собой результат реализации генотипа в конкретных условиях внешней среды. В различиях между фенотипами, развивающимися на основе одного и того же генотипа, проявляется модификационная изменчивость. В конкретных формах тех или иных фенотипов выражается взаимодействие между генотипом и внешними условиями, в которых развивается организм. Особой формой модификационной изменчивости является онтогенетическая изменчивость. Она связана с развитием организма во времени от образования зиготы до его естественной смерти.



Рис. 71. Влияние различных условий на рост и развитие одуванчика. Части одного растения, выросшие на равнине (1) и в горах (2).

Модификационная изменчивость обусловлена генотипом. Но в то же время между нею и генотипической изменчивостью имеются коренные, качественные различия.

Весь комплекс имеющейся в популяции наследственной и не наследственной изменчивости составляет ее фенотипическую изменчивость.

## МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Внешние условия оказывают огромное влияние на все признаки и свойства развивающегося организма. Это положение подтверждается большим числом специально поставленных опытов, а также повседневными наблюдениями за ростом и развитием растений и животных. Если молодое растение одуванчика (*Taraxacum officinale*) расчленил на две части и посадил одну из них в обычных равнинных условиях, а другую — в горной местности, то развившиеся из них взрослые растения, несмотря на то, что имеют одинаковый генотип, будут резко отличаться друг от друга (рис. 71).

Растение, выросшее в горах, примерно раз в 10 меньше; различаются также окраска цветков, строение листьев, их опушение

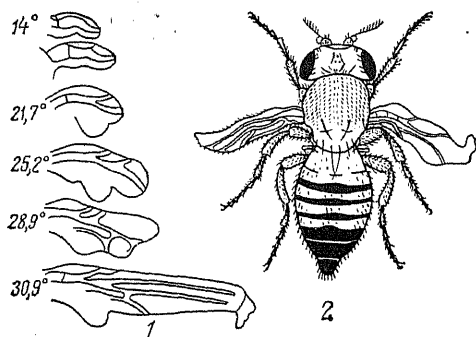


Рис. 72. Влияние температуры на величину крыльев у дрозофилы:

1 — изменения размеров крыла при разведении дрозофилы в условиях разных температур (от 14 до 33,9 °С); 2 — дрозофила «vestigial» (зачаточные крылья), развившаяся при 29 °С.

перенесении ее в условия с температурой 30—35 °С начинает цвести белыми цветками. Если цветущую белыми цветками примулу вновь перенести в условия с температурой 15—20 °С, то новые распускающиеся цветки окажутся также красными.

Некоторые виды саламандр (Salamandridae) обладают способностью темнеть на темном грунте и светлеть на светлом. Австрийский биолог П. Каммерер в результате своих опытов пришел к выводу, что при содержании саламандр на темном грунте полученные от них поколения особей остаются темными даже при выращивании их в дальнейшем на светлом грунте. Эти данные использовали некоторые ученые для доказательства адекватно приспособительной изменчивости живых организмов. Однако при тщательной проверке эксперименты П. Каммерера не подтвердились. Очевидно, если саламандра темнеет на темной почве и светлеет на светлой, т. е. изменяется, модифицирует соответственно окружающему грунту, то это обусловлено ее генотипом. Свойство темнеть — светлеть выработалось и закрепилось у этого вида и в процессе естественного отбора, способствовало его приспособлению и распространению в природе.

У дрозофилы мутация «vestigial» (зачаточные крылья) в зависимости от температуры проявляется в форме различных модификаций по размерам крыла. При 14 °С крылья почти отсутствуют, при 31 °С они имеют почти нормальные размеры (рис. 72).

У некоторых сортов пшеницы окраска остей изменяется в зависимости от погодных условий. При сухой жаркой погоде во время налива зерна ости имеют черную окраску, если же в это время стоит дождливая прохладная погода, то черный пигмент не образуется и ости имеют белый цвет. Точно так же величина остевидных образований у некоторых безостых сортов пшеницы возрастает при выращивании в неблагоприятных, в частности в засушливых, условиях. Например, сорт озимой пшеницы Мироновская 808 в одни годы или в одних районах возделывания относится к разновидности *lutescens* (безостая), а в другие годы или в других районах — *sub erithropergum* (небольшие ости).

и т. д. Не зная общего происхождения таких растений, их можно отнести к разным видам. В данном случае один и тот же генотип под влиянием разных условий выращивания проявился в резко различных формах. Из семян, собранных с растений, выращенных в горных условиях, получаются растения, ничем не отличающиеся от тех, которые растут в обычных условиях.

У примулы (*Primula sinensis*) имеется раса, которая при 15—20 °С цветет красными цветками, а при



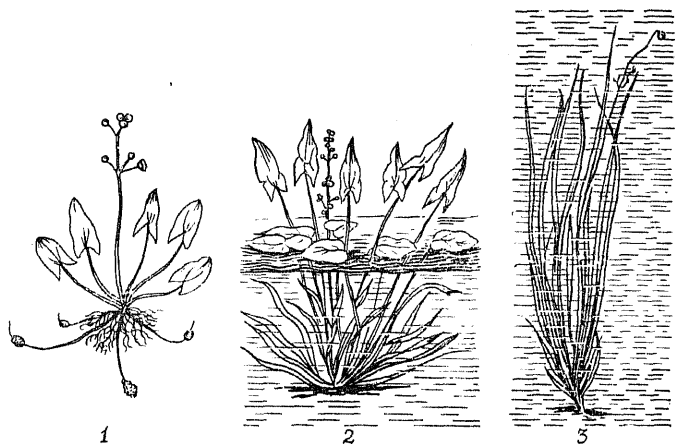


Рис. 73. Реакция стрелолиста на изменение окружающих условий развития: 1 — наземное растение; 2 — при частичном погружении в воду; 3 — при полном погружении в воду.

Интересно проявляется реакция генотипа на изменение условий окружающей среды у стрелолиста (*Sagittaria sagittifolia*). У этого растения резко изменяется форма листьев в зависимости от условий развития: наземного, подводного или при частичном погружении в воду (рис. 73).

Все приведенные опыты и наблюдения показывают, что наследственные свойства организма, его генотипа нельзя характеризовать какой-то одной формой проявления, одним фенотипом. Генотип характеризует *норма реакции*, т. е. способ его реагирования на изменение окружающих условий. Например, урожайность сорта озимой пшеницы 20 ц с 1 га никак его не характеризует, потому что неизвестно, в каких условиях она была получена: если на бедной почве или в засушливом году, то сорт хороший, а если такой урожай был выращен в условиях достаточного обеспечения влагой и питательными веществами, то это сорт низкопродуктивный.

Норма реакции генотипа выявляется в процессе модификационной изменчивости организма. При оценке сортов обязательно стараются выявить норму реакции их генотипов на различные благоприятные и неблагоприятные внешние условия. При этом могут выявляться сорта с узкой и широкой нормой реакции генотипов. Нормой реакции определяются приспособительные возможности сортов и их ареалы. Особую ценность представляют сорта, способные давать высокую продуктивность при благоприятных условиях и незначительно снижать ее в неблагоприятных, например при засухе. К таким сортам озимой пшеницы относятся Безостая 1 и Мироновская 808. Первый из них дает самые высокие урожаи при орошении и резко снижает их в засушливых условиях, второй же отличается очень высокой урожайностью при хороших ус-

ловиях перезимовки и лучше, чем большинство других сортов, переносит зимы, неблагоприятные для пшеницы.

Мы привели отдельные примеры модификаций развития организма при резкой перемене условий его жизни. Но модификации не исчерпываются ими. Модификационная изменчивость представляет собой закономерное биологическое явление, постоянно сопровождающее размножение организмов. Развитие каждого признака или свойства организма, осуществляющееся на основе генотипа, протекает всегда при различающихся в той или иной степени внешних условиях. Поэтому наследственность любого признака или свойства всегда проявляется в форме различных его модификаций. На одном квадратном метре посева любого сорта пшеницы или другой культуры нельзя найти двух растений, которые бы не отличались в той или иной степени друг от друга. В большинстве случаев здесь обнаруживаются существенные различия между растениями по всем признакам. Более того, даже у одного и того же растения, имеющего, например, пять продуктивных стеблей, все они, несмотря на одинаковый генотип, будут, как правило, значительно различаться по длине колоса, числу колосков и зерен, их крупности и т. д. И в том и в другом случае речь идет о модификационной изменчивости.

Иногда, желая подчеркнуть ненаследуемость модификации, под ней понимают отклонение от какого-то среднего, обычного в данных условиях проявления признака. Но это неправильно. Все вариации, вызванные действием внешних условий, если последние не изменяют генотипа, «укладываются» в норму его реакции. В то же время различные фенотипы, выражая норму реакции организма, имеют адаптивное значение, являясь целесообразным его ответом на изменяющиеся условия внешней среды. При этом чем более важны для размножения и выживания особи признаки, тем больше они подвержены модификационной изменчивости.

## СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ

При изучении явлений изменчивости исследователь всегда имеет дело с *совокупностью* единиц — особей или их признаков. Наиболее общую или полную совокупность называют *генеральной*. Генеральная совокупность может включать такое большое число единиц, что изучение ее будет очень затруднено или вообще невозможно. В этих случаях для изучения используется *выборочная совокупность*, или *выборка*. Например, число растений в сортоиспытании на делянках всех повторений какого-либо сорта составляет генеральную совокупность. Для определения элементов продуктивности этого сорта нельзя проанализировать все растения, сохранившиеся на данной площади к моменту уборки урожая, поэтому берут выборку, состоящую лишь из нескольких десятков растений. Выборку составляют по принципу случайности и она должна правильно отображать генеральную совокупность. Число единиц, составляющих выборку, называется ее *объемом* и обозначается бук-

вой  $n$ . Между единицами выборки всегда имеются различия, любой изучаемый признак приобретает разные значения, т. е. варьирует. Это различие между единицами совокупности называют *вариацией*, или *дисперсией*. Отдельная особь или величина изучаемого признака называется вариантом и обозначается буквой  $X$ . Минимальные и максимальные значения вариант называются *лимитами* (от лат. *limites* — граница, предел). Для изучения любой совокупности особей составляют *вариационный ряд*, группируя по классам и последовательно располагая варианты в возрастающем или убывающем значении признака с указанием их частоты.

Число вариант в каждом классе называется *частотой* ( $f$ ). Графическое изображение вариационного ряда дает *вариационную кривую*.

В качестве примера приведем вариационный ряд изменчивости числа колосков в 300 колосьях пшеницы (рис. 74):

варианты ( $X$ )	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
частота или повторяемость вариант ( $f$ )	2	7	15	18	44	70	73	40	21	8	2

Частота отклонения отдельных вариант от средней арифметической генеральной совокупности является функцией их величин. Графически эта закономерность, основанная на законе распределения случайных величин, выражается симметричной плавной кривой, называемой *кривой нормального распределения* (рис. 75).

Чем ближе варианты к средней арифметической, тем чаще они встречаются, и, наоборот, чем больше варианты от нее отклоняются, тем реже они встречаются в генеральной совокупности.

Важнейшей статистической характеристикой вариационного ряда является *средняя арифметическая* ( $\bar{x}$ ). Она представляет частное от деления всех вариант выборки на общее их число:

$$\bar{x} = \frac{X_1 + X_2 + X_3 + \dots + X_i}{n} = \frac{\sum X}{n}$$

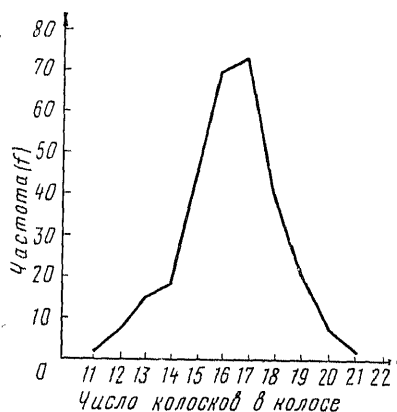


Рис. 74. Вариационная кривая изменчивости числа колосков в колосе пшеницы.

Среднюю арифметическую выражают в тех же единицах измерения, что и характеризуемый ею признак. Она дает обобщенную характеристику изучаемого признака, являясь как бы точкой

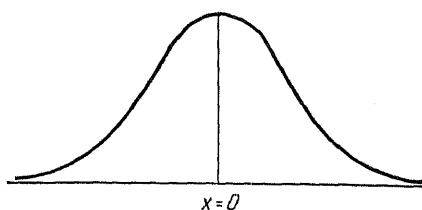


Рис. 75. Кривая нормального распределения.

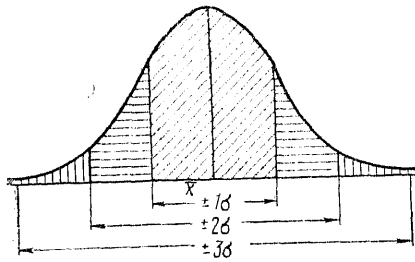


Рис. 76. Кривая, иллюстрирующая «правило плюс-минус трех сигм».

равновесия, вокруг которой колеблются все его значения. Но средняя арифметическая не дает представления о характере варьирования данного признака. В самом деле, легко себе представить два вариационных ряда с одинаковыми средними арифметическими, но разным характером варьирования.

Основными показателями, характеризующими степень варьирования признака, служат **варианса** ( $\sigma^2$ ) и **среднее квадратическое (стандартное) отклонение** ( $\sigma$ ). *Варианса* — частное от деления суммы квадратов отклонений отдельных значений вариант от средней арифметической  $\Sigma(x - \bar{x})^2$  на число степеней свободы (всех измерений без единицы) данного вариационного ряда ( $n-1$ ), а *среднее квадратическое отклонение* — корень квадратный из этой величины:

Основными показателями, характеризующими степень варьирования признака, служат **варианса** ( $\sigma^2$ ) и **среднее квадратическое (стандартное) отклонение** ( $\sigma$ ).

$$\sigma^2 = \frac{\Sigma(x - \bar{x})^2}{n - 1} \quad \text{и} \quad \sigma = \sqrt{\frac{\Sigma(x - \bar{x})^2}{n - 1}}$$

Возводя отклонения в квадрат, увеличивают значения положения данного класса в вариационном ряду. При этом чем дальше от середины ряда расположена варианта, тем более увеличивается размах ее колебания, наиболее отдаленные варианты приобретают большее значение.

Среднее квадратическое отклонение служит показателем **вариативности** признака. В математической статистике доказывается, что случайная величина, распределенная по нормальному закону, практически не отклонится от  $\bar{x}$  генеральной совокупности более чем на  $\pm 3\sigma$  («правило плюс — минус трех сигм»). По этому правилу в пределах  $\bar{x} \pm 1\sigma$  находится 68,28% вариант выборочной совокупности, распределяющейся по закону распределения случайных величин, в пределах  $\bar{x} \pm 2\sigma$  заключено 95,45%, а в пределах  $\bar{x} \pm 3\sigma$  — 99,73% всех вариант (рис. 76).

Определив величину среднего квадратического отклонения, вычисляют **ошибку средней арифметической** ( $S_{\bar{x}}$ ), т. е.  $S_{\bar{x}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$  для большой выборки и  $S_{\bar{x}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}$  — для ограниченной выборки, когда объем ее  $n < 30$ .

Среднее квадратическое отклонение характеризует степень разнобразия признака в выборке с определенной средней арифметической. При изучении характера варьирования признаков, выраженных в различных единицах измерения, им пользоваться нельзя. Для применения среднего квадратического отклонения в качестве меры сравнения степени варьирования признаков, выражен-

ных разными единицами измерения, его выражают в процентах от средней арифметической. Этот показатель, будучи величиной относительной, выражает изменчивость признаков в процентах и называется коэффициентом вариации ( $V$ ).

$$V = \frac{\sigma \cdot 100}{\bar{x}} \%$$

Если, например, имеются два вариационных ряда — изменчивости массы 1000 зерен и числа зерен в колосе и требуется определить, какой из этих признаков варьирует сильнее, то вычисляют, а затем сравнивают коэффициенты вариации этих рядов.

Пусть коэффициент вариации массы 1000 зерен  $V = \frac{1,35 \cdot 110}{30} = 4,5\%$ , а коэффициент вариации числа зерен в колосе  $V = \frac{2,3 \cdot 100}{15} = 16,0\%$ . Из сопоставления этих коэффициентов вариации видно, что число зерен в колосе варьирует значительно сильнее, чем масса 1000 зерен.

Теперь, зная основные статистические показатели, применяемые для изучения изменчивости, произведем анализ приведенного выше вариационного ряда по числу колосков в колосе пшеницы (табл. 14).

$$\bar{x} = \frac{\sum fx}{f} = \frac{4895}{300} = 16,31 \text{ колоска};$$

$$\sigma^2 = \frac{\sum f(X_V - \bar{x})^2}{n - 1} = \frac{1013}{299} = 3,2;$$

$$\sigma = \sqrt{\sigma^2} = \sqrt{3,2} = 1,76 \text{ колоска};$$

$$S_x = \frac{\sigma}{n} = \frac{1,76}{\sqrt{300}} = 0,1 \text{ колоска};$$

$$V = \frac{\sigma}{\bar{x}} 100 = \frac{176}{16} = 11\%.$$

Зная  $\bar{x}$  и  $\sigma$ , можно определить крайние значения — лимиты генеральной совокупности. Они будут находиться в пределах  $\pm 3\sigma$ , т. е. для анализируемого вариационного ряда:

$$\bar{x} + 3\sigma = 16,32 + 3 \cdot 1,76 = 21,5 \text{ колоска};$$

$$\bar{x} - 3\sigma = 16,32 - 3 \cdot 1,76 = 11,04 \text{ колоска}.$$

Сравнение вычисленных лимитов (21,60—11,04 колоска) с лимитами анализируемой выборки (21,00—11,00 колосков) показывает, что последняя хорошо отражает генеральную совокупность.

## ПОПУЛЯЦИИ И ЧИСТЫЕ ЛИНИИ

Изменчивость организмов — один из трех основных факторов эволюции и селекции. Изменения различных признаков и свойств растений и животных служат материалом для отбора. Разнообра-

14. Анализ вариационного ряда изменчивости числа колосков в колосе пшеницы

Значение класса $X_V$	Частота $f$	Произведение $fX_V$	Отклонение от среднего значения $X_V - \bar{x}$	Квадраты отклонений $(X_V - \bar{x})^2$	Произведение $f(X_V - \bar{x})^2$
11	2	22	-5	25	50
12	7	84	-4	16	112
13	15	195	-3	9	135
14	18	252	-2	4	72
15	44	660	-1	1	44
16	70	1120	0	0	0
17	73	1241	1	1	73
18	40	720	2	4	160
19	21	399	3	9	189
20	8	160	4	16	128
21	2	42	5	25	50
	300	4895	—	—	1013

зие признаков возникает как в связи с различиями в генотипах, так и под действием условий внешней среды на один и тот же генотип. Поэтому селекционная практика уже в самом начале рождения генетики требовала ответ на вопрос об их значении для отбора. Теоретическое и экспериментальное решение этого вопроса было найдено в 1903 г. датским генетиком В. Иоганнсенем. Он отбирал самые тяжелые и самые легкие семена фасоли сорта Принцесса. Высеянные раздельно, они дали потомство, которое также отличалось по массе семян. Растения, выросшие из тяжелых семян, дали в среднем более тяжелые семена, чем растения, выросшие из самых легких семян.

	Семена		Масса семян, мг					
С материнских растений . . . . .	250	350	450	550	650	750	900	
С дочерних растений . . . . .	—	374	388	401	434	440	457	

Таким образом, отбор был результативным. На основе исходного сорта путем отбора удалось создать новые формы, различающиеся между собой по средней массе семян. В пределах каждой из полученных форм были растения и с тяжелыми и с легкими семенами. Иоганнсен решил продолжить отбор в потомстве отдельных растений первоначально отобранных им форм фасоли.

Фасоль — строгий самоопылитель, и поэтому при совместном произрастании отбиравшихся растений биологического засорения не происходило. Потомство одного гомозиготного самоопыляющегося растения Иоганнсен назвал *чистой линией*. Размножая отдельно потомство нескольких растений, он получил ряд чистых линий, значительно различающихся между собой по массе семян. Средняя масса семян колебалась от 35 сантиграммов у линии с наиболее легкими семенами до 65 сантиграммов у линии с самы-

15. Результаты повторного отбора самых тяжелых и самых легких семян в двух линиях фасоли, выделенных из урожая одного растения

Поколение	Средняя масса отобранных родительских семян, сг		Средняя масса семян повторно отбравшихся растений, сг	
	легкие семена	тяжелые семена	от легкосемянных родительских форм	от тяжелосемянных родительских форм
1	60	70	63	65
2	55	80	75	71
3	50	87	55	57
4	43	73	64	64
5	46	84	74	73
6	56	81	69	68

ми тяжелыми семенами. В пределах каждой линии масса семян также сильно различалась. Из каждой линии в течение шести лет отбирали наиболее тяжелые и самые легкие семена. Результаты этого опыта приведены в таблице 15.

Из приведенных данных видно, что при отборе тяжелых и легких семян в пределах линии средняя масса их в потомстве оставалась практически одинаковой. Так, во втором поколении средняя масса легких и тяжелых семян в пределах родительской линии различалась на 25 сантиграммов, а в потомстве эта разница исчезла: легкие семена дали потомство даже с несколько более тяжелыми семенами. Аналогичная картина наблюдалась и во всех других поколениях: отбор результатов не давал. На основании шестилетних опытов, проведенных с 19 чистыми линиями фасоли, Йогансен пришел к выводу о неэффективности проведения отбора в чистых линиях.

Положительные результаты первого опыта с отбором тяжелых и легких семян из сорта Принцесса объяснялись тем, что этот сорт по признаку массы семян имел наследственные различия, т. е. был популяцией. Под *популяцией* Йогансен понимал группу особей, имеющих наследственные различия. Такое определение популяции характеризует важнейшее ее качество, но в настоящее время оно недостаточно. Этот вопрос подробно разбирается в главе XI.

Следовательно, результативность отбора определяется характером изменчивости того или иного признака или свойства. Отбор результативен в популяциях и нерезультативен в чистых линиях (рис. 77). Изменчивость, наблюдаемая в чистой линии, носит модификационный характер. Все потомство чистой линии имеет один и тот же генотип, и поэтому отбор, действуя в пределах одного вариационного ряда, не может быть эффективным. Изменчивость в популяции объясняется наследственными различиями, она связана с разными генотипами, что и обеспечивает результативность отбора в ней.

Говоря о безрезультативности отбора в чистых линиях, об однородности их потомства, необходимо подчеркнуть относительный

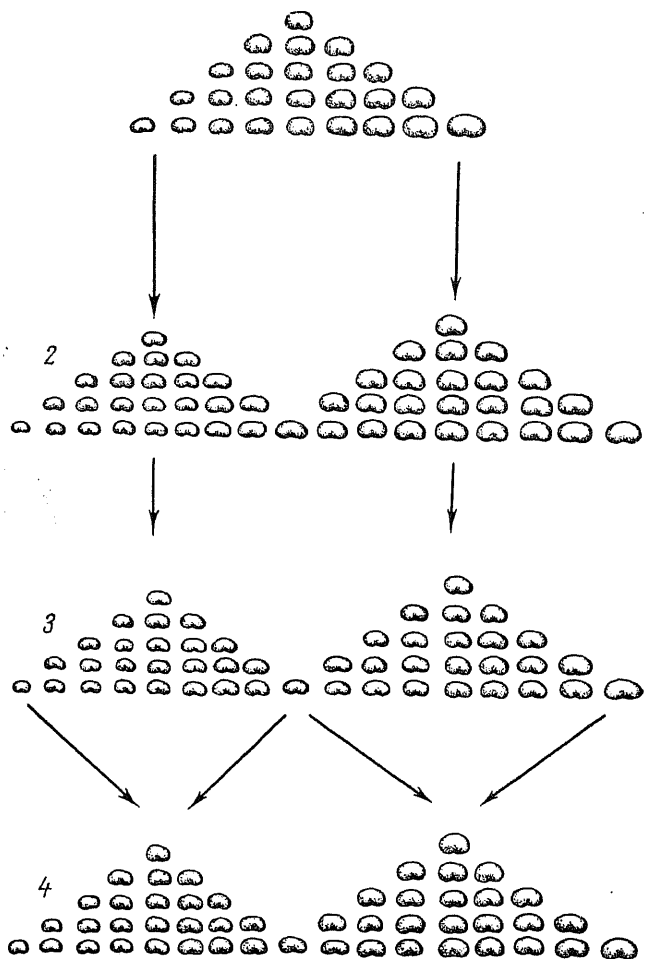


Рис. 77. Безрезультатность отбора в чистой линии и эффективность его в популяции:

1 — сорт-популяция фасоли; 2 — отобранные из нее мелкосемянная и крупносемянная чистые линии; 3 — потомство этих чистых линий; 4 — отбор мелких и крупных семян в пределах каждой из линий безрезультатен.

характер этого явления. Чистые линии под влиянием естественной гибридизации и мутаций утрачивают свою наследственную однородность, изменяются, и тогда отбор в них становится результативным. Следует также иметь в виду, что чистая линия может быть генетически однородной не по всем признакам. Гетерозиготность даже по одному какому-либо признаку уже создает возможность для действия отбора. Учитывая это, в практической селекции понятие «чистая линия» заменили понятием *линия*.



## МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Прерывистое, скачкообразное изменение наследственности какого либо признака получило в генетике название *мутации*. Этот термин впервые ввел в науку голландский генетик Г. Де-Фриз. Он начиная с 1886 г. в течение многих лет проводил опыты с энотерой (*Oenothera lamarckiana*) и случайно обнаружил у нее экземпляры, отличающиеся очень большим ростом и другими резкими наследственными изменениями. Одно из этих растений имело очень короткие столбики цветков, оно названо *O. brevistilis*, у другого (*O. laevifolia*) были гладкие, узкие и длинные листья; *O. nanella* — карликовое растение, его высота не превышала 20—30 см; *O. gigas* отличалась особенно большим ростом, крупными цветками и семенами; *O. rubrinervis* имела красные жилки листьев и широкую красную полосу на чашечке цветка (рис. 78). Эти и другие формы энотеры, найденные Де-Фризом, при размножении семенами стойко сохраняют в поколениях свои особенности. Некоторые из таких мутаций при размножении давали очень сложное расщепление.

В результате обобщения своих наблюдений над мутациями у энотеры Де-Фриз создал мутационную теорию, которая была окончательно сформулирована в книге «Мутации и периоды мутаций при происхождении видов», изданной в 1901 г. Необходимо сказать, что обоснование идеи о мутациях до Де-Фриза было дано в книге профессора Томского университета С. И. Коржинского «Гетерогенезис и эволюция», изданной в 1899 г. Теория Де-Фриза устанавливала, что единственными источниками новых наследст-



Рис. 78. Мутации энотеры:

1 — *Oenothera lamarckiana*; 2 и 4 — *O. nanella*; 3 — *O. rubrinervis*; 5 — *O. gigas*.

венных изменений организмов являются мутации. Это качественные наследственные изменения организма, они возникают внезапно, не образуют в отличие от модификаций переходов и идут в различных направлениях.

Последующее развитие генетики показало, что Де-Фриз в основном верно характеризовал природу мутаций и некоторые особенности мутационного процесса. Однако он допустил большую ошибку, противопоставив свою мутационную теорию эволюционному учению Дарвина. Де-Фриз считал, что обнаруженные им мутации так же отличаются от своей исходной формы, как различаются между собой виды растений одного рода. На основании этого он допускал, что мутации могут сразу давать начало новым видам без естественного отбора.

В течение нескольких лет Де-Фриз занимался поисками мутаций у различных видов растений, но они оказались безрезультатными. Тогда он высказал предположение, согласно которому в жизни любого вида существуют два периода: длительный — премутационный, когда вид не изменяется, и короткий — мутационный, когда вид подвергается внезапным наследственным изменениям. В состоянии такого периода, по его мнению, и находилась *O. lamarckiana*.

В книге «Мутации и периоды мутаций при происхождении видов» он утверждал: «В природе вообще виды появляются не постепенно под влиянием внешней среды, медленно к ней приспосабливаясь, но одним прыжком независимо от окружения. Тысячелетиями все остается в покое. Однако от времени до времени природа старается создать что-нибудь новое. Сейчас она принимается за один вид, в другой раз за другой». Эти положения глубоко ошибочны, они отрицают влияние на организмы условий внешней среды и дарвиновскую теорию происхождения видов путем естественного отбора.

**Естественный (спонтанный) мутагенез.** На земную биосферу постоянно действуют ионизирующие излучения в виде космических лучей и находящихся в земной коре радиоактивных элементов урана, тория, радиоактивных изотопов  $^{40}\text{K}$ ,  $^{90}\text{Se}$ ,  $^{14}\text{C}$ , а также различные химические вещества. Под их воздействием у животных и растений спонтанно, т. е. без видимых конкретных причин, постоянно происходят мутации.

Появление мутационной теории Де-Фриза способствовало выявлению и описанию мутаций у различных видов растений и животных. Оказалось, что мутации были известны давно, и они широко распространены в природе. В 1590 г. в саду аптекаря Шпренгера в городе Гейдельберге среди растений обыкновенного чистотела (*Chelidonium majus*) была найдена форма, отличавшаяся глубокоперисторассеченными листьями (*C. laciniatum*). Раньше она никем и нигде в диком состоянии не обнаруживалась, но, разосланная по европейским ботаническим садам, за полтора года широко распространилась в одичавшем состоянии в окрестностях многих городов.

Очень давно были обнаружены и описаны деревья с красными листьями. В начале прошлого столетия во Франции, вблизи Версаля, среди сеянцев обыкновенного барбариса была обнаружена краснолиственная форма — *Berberis vulgaris* var. *atropurpurea*. Она дала начало потомству с совершенно красными листьями. В середине прошлого столетия у дурмана (*Datura stramonium*) нашли форму, семенные коробочки у которой не имели шипов, и этот признак стойко передавался последующим поколениям особей.

Почковые мутации, так называемые спорты, очень интересовали Дарвина, и некоторые из них он описал. Это разноокрашенные ягоды на одной ветке крыжовника, появление ветви с красными плодами на дереве желтоплодной сливы, образование плодов, похожих на персики, на дереве миндаля и т. д. Ряд резких мутаций, касающихся строения и окраски цветка у львиного зева, в 1924—1925 гг. был описан немецким генетиком Э. Бауром. Он установил, что у этого вида в среднем на каждые 1000 растений приходится не менее двух мутаций.

Мутации дали начало многочисленным культурным формам астр, цикламенов, пионов, петуний, левкоев, роз и других, а также растений с махровыми цветками. Широко распространены мутации пестролистности у клена, герани, кукурузы, хмеля, стручкового перца, энотеры и др. Очень ценная спонтанная мутация безалкалоидного люпина была выделена в 1935 г. немецкими селекционерами Зенгбушем и Гакбартом среди растений желтого алкалоидного люпина.

У животных также описано большое число мутаций. Многие из них были перечислены еще Дарвином. Одним из таких хорошо известных примеров является рождение в 1791 г. на ферме Анкон в штате Массачусетс в США коротконогой овцы, давшей начало анконской породе. Дарвин указывает, что среди обыкновенных свиней неоднократно возникали наследственные уклонения, связанные с появлением однокопытных особей, и утверждает, что эти факты были известны еще Аристотелю, т. е. около 2300 лет назад. Дарвин также приводит шесть случаев внезапного появления черноплечих разновидностей в стаях обыкновенного павлина. При этом он замечает, что едва ли можно привести лучший пример первого появления новой разновидности. Большое число мутаций было обнаружено у колорадского жука (*Leptinotarsa undecimlineata*) в начале текущего столетия Тоузром. У различных животных встречаются мутации, связанные с отсутствием пигмента в коже, так называемый альбинизм. В 1930 г. на одной из звероводческих ферм в Швеции была обнаружена норка с платиновой окраской шерсти, она дала начало одной из наиболее ценных пород этого пушного зверя. Известны мутации бесхвостости у кошек и собак.

Наиболее подробно изучены мутации у плодовой мушки *Drosophila*. Они касаются наследственной изменчивости различных признаков окраски и формы тела, крыльев, глаз, ног, щетинок, размера тела и его частей, половых признаков, плодовитости и т. д. (рис. 79). Первым спонтанным мутантом, обнаруженным Морганом при разведении этой мушки в лабораторных условиях, был белоглазый самец (мутация *white*). Так как все мухи в природных условиях имели красные глаза, ген, определяющий красный цвет глаз, был назван геном дикого типа, а ген, определяющий белый цвет, — мутантным геном (аллелем первого).

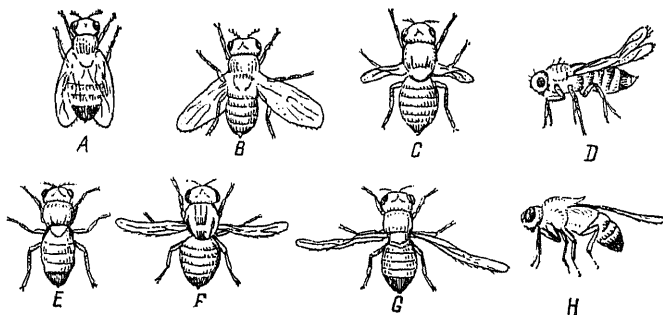


Рис. 79. Некоторые мутации дрозофилы:

*A* — вырезка на концах крыльев; *B* — пузыревидные крылья; *C* — зачаточные крылья; *D* — поднятые крылья; *E* — бескрылые; *F* — узкие крылья; *G* — раздвоенные крылья; *H* — таксо-видные ноги (по Бриджесу и Моргану).

Частота спонтанных мутаций. В естественных условиях мутации возникают сравнительно редко. У дрозофилы, например, мутация белых глаз *white* образуется с частотой  $1 : 100\,000$  гамет. Средняя частота мутаций на один ген в поколении у бактерий в среднем равняется  $1 : 10\,000\,000$ . У человека многие гены мутируют с частотой  $1 : 200\,000$  гамет, а средняя общая частота мутаций на один локус в поколении составляет  $4,1 \times 10^{-6}$ . Взятые по отношению к каждому отдельному гену, эти цифры очень малы. Но если учесть, что в гаплоидном наборе хромосом высшего организма имеется несколько тысяч генов и каждый из них мутирует хотя бы с частотой  $1 : 1\,000\,000$ , то при этом общее число гамет с мутациями будет не так мало. Расчеты показывают, что у дрозофилы на каждые  $50-100$  гамет возникает в среднем не менее одной мутации. При этом следует иметь в виду, что далеко не все наследственные изменения, особенно малые физиологические мутации, удается обнаруживать.

Многие организмы являются носителями вредных рецессивных мутаций. В результате проведенных анализов установлено, что у дрозофилы в естественных условиях встречается очень небольшое число мух, которые не имеют хотя бы одной вредной рецессивной мутации.

Разные гены у одного и того же организма изменяются с различной частотой. Один ген может мутировать в несколько раз чаще другого. Это положение хорошо подтверждается данными о частоте спонтанных мутаций семи разных генов, контролирующих признаки эндосперма у кукурузы. У этого растения ген окрашенного алейронового слоя мутирует с частотой около  $500$  мутаций, а ген морщинистого эндосперма — с частотой одна мутация на  $1$  млн. гамет.

Частота спонтанного мутирования гена зависит как от генотипа, так и от физиологических и биохимических изменений, происходящих в клетке под влиянием внешних условий, в которых развивается организм.

Это находит подтверждение в фактах экспериментального мутагенеза, когда под действием некоторых внешних условий число мутаций увеличивается в сотни раз.

Мутации — единственный первичный источник новых наследственных изменений, без которых невозможна эволюция организмов. Но в то же время мутации в своей массе вредны, и поэтому естественный отбор должен непрерывно устранять вредные мутации. Таким образом, у каждого вида устанавливается известное соотношение между массой вредных мутаций и небольшим числом полезных, обеспечивающих приспособление к меняющимся условиям среды. В зависимости от их действия может изменяться частота мутаций отдельных генов и скорость мутационного процесса в целом.

Таким образом, мутабельность вида — изменяющееся свойство, и в ходе естественного отбора вырабатываются определенные приспособительные уровни мутабельности.

**Искусственный (индуцированный) мутагенез.** Природа мутаций, причины их появления почти четверть века после провозглашения Де-Фризом мутационной теории оставались загадочными. Считалось, что мутации происходят под влиянием неизвестных внутренних причин, заложенных в самой природе организмов. Появление мутаций сравнивалось с процессом самопроизвольного распада атомов радия. Это извращало действительную природу мутационного процесса и закрывало пути к разработке методов управления наследственной изменчивостью организмов. Но в 1925 г. ученые Ленинградского радиового института Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов впервые в мире получили мутации у дрожжевых грибов под влиянием лучей радия. Через 2 года, в 1927 г., американский генетик Г. Мёллер опубликовал работу «Искусственные трансмутации гена», в которой сообщалось о большом повышении частоты мутаций у дрозофилы при облучении ее лучами Рентгена. Он же разработал методику количественного учета мутаций. В 1928 г. в США Л. Стадлер получил рентгеномутации у ячменя и кукурузы. В начале 30-х годов немецкие генетики Э. Баур и Г. Штуббе в результате облучения растений львиного зева в различные фазы развития обнаружили необычно большое разнообразие форм.

Эти открытия доказывали, что наследственные изменения — мутации у растений, животных и микроорганизмов — можно вызывать в эксперименте, воздействуя внешними условиями. Тем самым устанавливались причины возникновения мутаций и открывались возможности для получения нужных наследственных изменений. Процесс возникновения мутаций — мутагенез становится одной из важнейших проблем генетики.

Как в природе, так и в опытах мутации возникают под влиянием различных воздействий, называемых *мутагенными факторами*, или *мутагенами*. Применяемые для искусственного получения мутаций мутагены делятся на физические и химические. К физическим мутагенам относятся: радиация, высокая и низкая темпе-

ратура, механические воздействия, ультразвук. В качестве химических мутагенов используют различные органические и неорганические соединения.

**Физические мутагены.** К ним относятся радиационные излучения, все виды которых можно разделить на две категории: электромагнитные, или волновые, и корпускулярные.

Электромагнитные излучения возникают в результате перехода электронов с орбиты на орбиту в пределах внешней оболочки атома (ультрафиолетовые лучи) или перемещения электронов между внутренними оболочками или внутренними и внешними оболочками (лучи Рентгена и гамма-излучение). Лучи Рентгена имеют длину волны  $0,000005—0,001$  мкм, гамма-излучение — менее  $0,000005$  мкм, и поэтому проникающая способность их выше. Электромагнитные излучения представляют собой дискретные частицы — фотоны высокой энергии, распространяющиеся со скоростью света ( $300\,000$  км/с).

Лучи Рентгена получают путем торможения быстрых электронов в аноде рентгеновской трубки. Для облучения используют медицинские или специальные промышленные рентгеновские аппараты. Для гамма-излучения используют специальные передвижные или стационарные установки. В качестве источника радиации в них чаще всего используют изотопы  $^{60}\text{Co}$  или  $^{137}\text{Cs}$ . При больших масштабах работы и необходимости изучения действия гамма-излучения в разные фазы роста растений создают так называемые гамма-поля.

Гамма-поле (рис. 80) представляет собой участок чаще всего в форме окружности, в центре которого в стальном передвижном

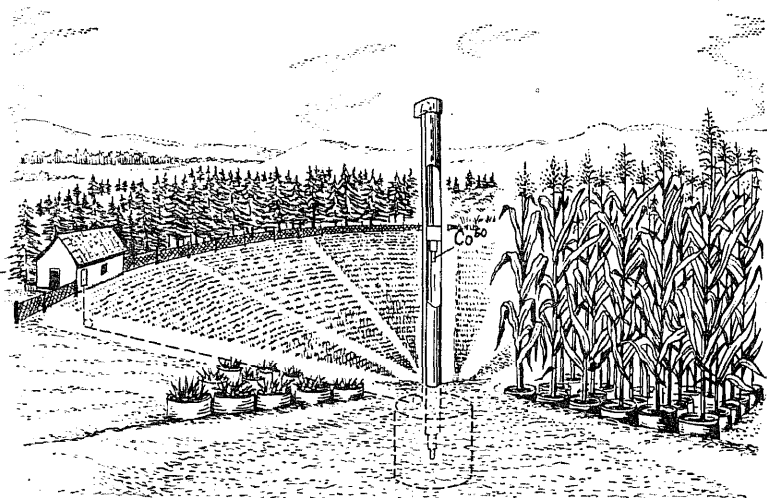


Рис. 80. Общий вид гамма-поля. В центре в стальном цилиндре находится источник излучения  $^{60}\text{Co}$  (кобальтовая пушка).

*Электромагнитные излучения*

Убывание длины волн	Радиоволны Свет  Лучи Рентгена γ-лучи	} Инфракрасные лучи } Видимый свет } Ультрафиолетовый свет
Увеличение размера	Корпускулярные излучения Катодные, или электронные, частицы (β-частицы) Протоны (α-частицы) и нейтроны	} Ионизирующие излучения

цилиндре помещается источник излучения  $^{60}\text{Co}$  (кобальтовая пушка) с дистанционным управлением. При включении установки источник облучения поднимается над поверхностью, при выключении — опускается глубоко под землю. Интенсивность облучения регулируется величиной расстояния объекта от источника облучения.

*Ультрафиолетовые лучи* относятся к электромагнитным колебаниям, но ионизации они не производят, их действие на организм связано с образованием в облученных тканях возбужденных молекул и атомов. Возбуждение представляет собой процесс поглощения энергии, сопровождающийся перемещением электронов с ближней на более далекую от ядра атома оболочку. Длина волны ультрафиолетовых лучей во много раз больше, чем у гамма-лучей и лучей Рентгена, она составляет 0,2—0,4 мкм. Поэтому ультрафиолетовые лучи обладают меньшей энергией и проникающей способностью: не могут проникать через ткани животных, окружающие гонады; неэффективно и ультрафиолетовое облучение семян. Но при облучении пылицы, бактерий и спор грибов ультрафиолетовые лучи вызывают большое число мутаций, частота которых особенно сильно возрастает в диапазоне с длиной волны 0,25—0,28 мкм, соответствующей спектру поглощения ДНК. В качестве источника ультрафиолетовых лучей для получения мутаций обычно используют ртутные лампы.

Эффективность ультрафиолетового облучения возрастает в сочетании его с химическими мутагенами.

*Корпускулярные излучения* распространяются со скоростью меньшей, чем скорость света. Они возникают в результате естественной или искусственной радиоактивности (α-частицы, электроны — β-частицы, протоны, дейтроны, нейтроны).

Для облучения нейтронами используют специальные камеры ядерных реакторов. Так как нейтроны лишены заряда и поэтому не взаимодействуют с электронной оболочкой атомов, их воздействие на живую материю носит более сложный характер. Обладая огромной энергией, они проникают в ядра атомов вещества и выбивают из них положительно заряженные частицы — протоны (ядра атомов водорода), которые являются сильно ионизирующими

ми частицами: благодаря большой массе они обеспечивают глубоко проникающую и очень плотную ионизацию. Она приблизительно в 25 раз выше, чем у лучей Рентгена и гамма-лучей, которые относят к излучениям с низкой линейной потерей энергии (ЛПЭ); нейтроны — излучения с высокой ЛПЭ.

Дозы излучения и поглощения. Действие радиации на живые организмы определяется количеством энергии, поглощаемой клетками облучаемых тканей. Поэтому необходимо измерять дозу излучения, падающую на облучаемый объект, и дозу энергии, поглощенной тканями организма. Величина их различна. Доза излучения измеряется величиной ионизации воздуха. *Единица дозы облучения* — один рентген (Р)\*. *Рентген* — количество излучения, вызывающее образование в 1 см<sup>3</sup> сухого воздуха (0,001293 г) при 0°С и давлении 760 мм ртутного столба около двух миллиардов ( $2,1 \cdot 10^9$ ) пар ионов.

При обработке растений и животных лучами Рентгена и гамма-лучами дозу измеряют в килорентгенах (кР). Например, гамма-лучи (<sup>60</sup>Со) при воздействии на сухие семена применяют обычно в дозе 10 кР.

Мощность дозы электромагнитного излучения (лучи Рентгена и гамма-лучи) измеряется в рентгенах в 1 с или в 1 мин (Р/с, Р/мин).

При использовании нейтронов доза облучения измеряется их количеством, приходящимся на 1 см<sup>2</sup>. При облучении сухих семян тепловые нейтроны применяют в дозе  $10^{10}$ — $10^{12}$ , а быстрые нейтроны —  $6 \cdot 10^2$ — $6 \cdot 10^6$  на 1 см<sup>2</sup>.

*Единица поглощенной дозы* — рад. Это количество ионизирующих излучений, эквивалентное поглощению энергии в 100 эрг одним граммом вещества. Один рад поглощенной радиации вызывает образование в 1 мкм<sup>3</sup> ткани в среднем около двух ионизированных и двух возбужденных молекул.

Величины ионизации в воздухе и мягких тканях организма очень близки: 1 рад = 1,07 рентгена. Поэтому можно считать, что для большинства биологических объектов доза облучения в рентгенах соответствует дозе, выраженной в радах. Рад — универсальная единица, с помощью которой можно соизмерять все виды излучений. Например, чтобы сравнить эффективность облучения семян гамма-лучами и нейтронами, дозу тех и других выражают в радах.

При необходимости точного учета поглощенной энергии биологическая доза измеряется в *биологических эквивалентах рентгена* (бэр). Бэр\*\* равен поглощенной дозе энергии в 1 рад, умноженной на коэффициент относительной биологической эффективности.

Облучение во времени может быть: *однократным* (острым) и *хроническим*. Следовательно, одну и ту же дозу радиации орга-

\* В единицах СИ  $2,58 \cdot 10^{-4}$  Кл/кг.

\*\* В единицах СИ 0,01 Дж/кг.



низм может получить сразу, с несколькими перерывами и на протяжении длительного периода. У мягкой пшеницы частота мутаций при двукратном облучении больше, чем при однократном, а при трехкратном больше, чем при двукратном. Для многих культур отмечается высокая эффективность хронического облучения на гамма-поле. Эти данные можно объяснить тем, что острое облучение одной большой дозой, например 10 кР, приводит к гибели радиочувствительных и одновременно наиболее мутабельных клеток. Та же доза, данная по частям, например четырехкратно по 2,5 кР, вызывает мутации, но не убивает клетки, в которых они возникают. Внезапное острое облучение, связанное с распадом атома, представляет огромную опасность для жизни людей. Известный американский биохимик Полинг в своей книге «Больше никакой войны» указывает, что каждый наземный атомный взрыв наносит серьезные повреждения почти 100 000 людям, которые в результате погибают от различных болезней, связанных с последствиями облучения.

Действие ионизирующей радиации на живые организмы. Излучения, электромагнитные (лучи Рентгена и гамма-лучи) и корпускулярных частиц (протоны, нейтроны и др.), попадая в ткани организма, теряют свою энергию, а живая материя претерпевает сложные превращения. Основным первичным физическим процессом такого взаимодействия являются ионизация и образование возбужденных атомов и молекул, заключающиеся в том, что квант энергии электромагнитных излучений или ядерная частица вырывает электрон из внешней оболочки атома или молекулы. Потеряв электрон, они становятся положительно заряженными ионами. Оторвавшийся электрон, несущий отрицательный заряд, присоединяется к другому атому или молекуле, которые также превращаются в отрицательно заряженные ионы. Так возникает пара ионов. Отсюда и название этого вида радиации — ионизирующая, т. е. вызывающая образование ионов при прохождении излучений через вещество. Пары ионов возникают на всем пути пробега кванта или частицы, и нейтральные атомы становятся заряженными.

Предполагается, что ионизирующие излучения могут действовать на наследственные структуры клеточного ядра двумя путями: непосредственно, ионизируя и возбуждая атомы и молекулы ДНК и белков, и через воздействие на них ионизированных молекул воды. И в том и в другом случае действие энергии излучений на хромосомы вызывает цепь радиационно-химических реакций, в результате которых изменяется нуклеотидный состав ДНК.

*Прямое действие ионизирующих излучений.* Ионизирующие излучения могут непосредственно поражать в клетке молекулы нуклеиновых кислот и белков, которые будут претерпевать первичные изменения, связанные с ионизацией и возбуждением атомов и молекул. В ряде опытов на дрозофиле, ячмене и многих других объектах было показано, что число точковых рецессивных летальных мутаций и мелких разрывов хромосом возрастает прямо пропор-

ционально дозе. Иными словами, зависимость частоты мутаций от дозы носит линейный характер.

Увеличение в 2 раза любой минимальной дозы облучения удваивает частоту мутаций. Это обстоятельство должно обязательно учитываться во всех случаях, когда человек сталкивается с ионизирующей радиацией, так как безвредных доз ее не существует. Повышение фона радиации представляет для человека очень большую опасность. Облучение может вызвать лучевую болезнь или поражение половых клеток, крайне опасное для потомства в результате возникновения хромосомных болезней. Линейная зависимость частоты мутаций от дозы облучения сохраняется лишь до определенного, хотя и довольно большого ее значения, после достижения которого при дальнейшем повышении дозы частота мутаций снижается. Объясняется это следующим. Облучение очень высокими дозами радиации приводит к сильному поражению хромосом и даже целых клеток. При этом возрастает конкуренция между нормальными и пораженными клетками, большое число последних гибнет. Вместе с ними устраняются как хромосомные, так и генные мутации.

Хромосомные перестройки могут происходить в результате одного (*одноударные*) и двух (*двухударные*) разрывов хромосом.

Для некоторых типов мутаций, например транслокаций (перемещение участка хромосомы), а также больших нехваток, требующих двух разрывов хромосом, зависимость частоты от дозы не носит характера линейной зависимости. Частота мутаций, происходящих в результате двухударных разрывов хромосом, теоретически должна быть пропорциональна квадрату дозы, так как вероятность одновременного возникновения двух независимых событий равна произведению их вероятностей. Но во многих опытах при индуцировании лучами Рентгена указанных аберраций они возникают пропорционально дозе, возведенной в степень 1,5. Можно предполагать, что степень дозы снижается с 2 до 1,5 в результате восстановления части разрывов.

Ионизирующие излучения большой плотности — нейтроны и альфа-частицы — вызывают нехватки и транслокации прямо пропорционально величине дозы. Очевидно, в этом случае сохранение линейной зависимости частоты мутаций от дозы объясняется тем, что два разрыва хромосомы происходят под действием одной частицы, а не в результате двух независимых событий.

*Косвенное действие ионизирующих излучений.* Ионизации в живом организме прежде всего могут подвергаться молекулы воды — основного компонента цитоплазмы. Процесс разложения молекул воды на атомы кислорода и водорода с образованием свободных радикалов Н и ОН называется радиолизом воды. Свободные радикалы существуют всего две десятимиллионные ( $2 \cdot 10^{-7}$ ) доли секунды, но они непосредственно могут реагировать с белками и нуклеиновыми кислотами, оказывая на них сильное действие и изменяя наследственные структуры. Очевидно, действие свободных радикалов на хромосомы может быть различным в зависимо-

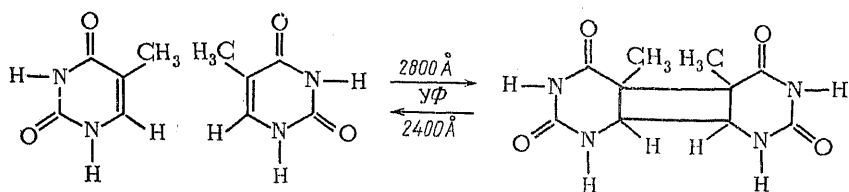


Рис. 81. Образование димеров тимина при УФ-облучении ДНК бактерий.

сти от того, каким запасом энергии они обладают. Если энергия их мала, они вызывают преимущественно точковые (генные) мутации; когда они наделены большой энергией, происходят крупные перестройки хромосом, сопровождаемые множеством летальных мутаций.

*Продленный мутагенез.* По современным представлениям, появление мутаций не одномоментный акт реакции мутагена с участком хромосомы или геном, а очень сложный процесс. Он состоит из трех этапов. На первом этапе в результате взаимодействия мутагена и молекулы ДНК возникают первичные молекулярные повреждения в хромосоме. Второй этап, получивший название предмутационного состояния, связан с изменением структуры ДНК. На третьем этапе появляется собственно мутация как следствие фиксации потенциального изменения.

Первый этап обычно бывает очень кратковременным, иногда он длится всего  $10^{-5}$ — $10^{-8}$  секунд, второй может быть длительным, охватывая ряд клеточных циклов, а у одноклеточных организмов — и несколько поколений особей. Потенциальные изменения бывают короткоживущими, длительными и сверхдлительными. В последнем случае они реплицируются и могут проходить через ряд синтезов ДНК. В соответствии с этим наблюдается разнообразие типов продленного мутагенеза.

Последствие радиации или химического мутагена и переход потенциальных изменений в истинные мутации зависит от влияния внутриклеточных и внешних условий. Изучение приемов регулирования этого процесса под влиянием соответствующих воздействий, как и познание сущности первичных поражений молекул ДНК, очень важно для разработки путей управления экспериментальным мутагенезом.

*Репарации генетических повреждений.* В 1970 г. в результате химического анализа облученной ультрафиолетом ДНК бактерий были обнаружены фотохимические повреждения, вызывающие летальный эффект. Оказалось, что эти повреждения связаны с димеризацией (соединением) двух соседних остатков тимина, находящихся в одной полинуклеотидной цепи (рис. 81). Такое связывание двух тиминовых оснований в результате поглощения одним из них кванта ультрафиолетового света нарушает вторичную структуру двойной спирали ДНК и подавляет функцию гена, на участке которого произошла димеризация. В дальнейшем

было установлено, что выживание бактерий, облученных ультрафиолетовым светом, в большой степени зависит от физиологических условий, в которых они оказываются после облучения. На основании этого возникло предположение, что клетки могут репарировать (исправлять) некоторые фотохимические повреждения ДНК. Летальными являются те повреждения, которые не будут репарированы.

В 1964 г. Р. Сетлоу на основе своих экспериментов с *Escherichia coli* показал, что у нее имеется ферментная система, репарирующая большинство первичных ультрафиолетовых повреждений, когда вырезаются гибельные тиминовые димеры из облученных полинуклеотидных цепей и заменяются нормальными тиминовыми основаниями. Так возникло учение о системе клеточных генетических репараций. Первоначально репарирующие системы были обнаружены только у бактерий и фагов, теперь они известны у грибов, водорослей и в клетках высших растений и животных. Установлено несколько видов репараций, но наиболее хорошо сейчас изучены две из них — фотореактивация и темновая репарация.

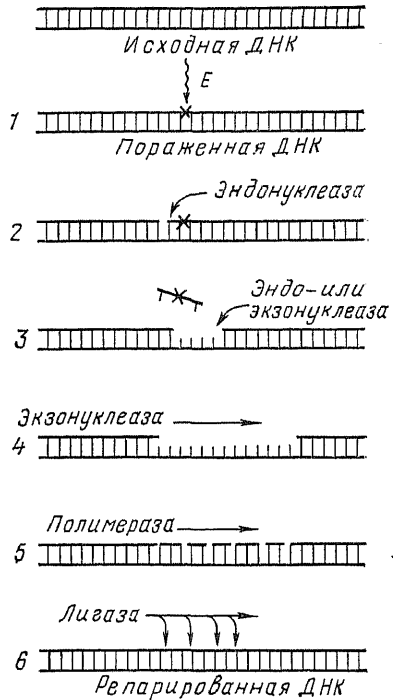
При *фотореактивации* нормальная жизнедеятельность облученных ультрафиолетовым светом клеток восстанавливается после облучения их квантами видимого света, когда репарирующие ферменты восстанавливают первоначальную структуру ДНК путем разъединения димеров. Оказалось, что ультрафиолетовый свет в момент действия вызывает только потенциальные повреждения ДНК. Если сразу же после обработки клеток ультрафиолетовым светом облучать их видимым светом, то фотореактивируется более 95% возможных мутаций. По мере увеличения разрыва во времени между этими воздействиями число мутаций непрерывно возрастает и достигает максимума примерно через 7 ч.

При *темновой репарации* восстановление нативной структуры ДНК происходит в темноте и носит сложный характер: фермент эндонуклеаза находит пораженный участок в одной нити ДНК и «вырезает» его, экзонуклеаза расширяет вырез, удаляя из нити ДНК от 500 до 1000 нуклеотидов. Образовавшийся разрыв застраивается ДНК-полимеразой по матрице, комплементарной неповрежденной нити (рис. 82). Этот синтез протекает в фазах  $G_1$  и  $G_2$  митотического цикла. Репарирующие ферменты не только удаляют индуцированные ультрафиолетовым светом димеры тимина, они исправляют много других потенциальных структурных повреждений ДНК, связанных с разрывом полинуклеотидных цепей, наличием некоплементарных друг другу пар оснований и др.

Возможность исправления структурных повреждений, возникающих под действием мутагенов, зависит от генотипа организма. Одни организмы обладают очень мощными репарирующими системами и проявляют большую устойчивость к мутагенным воздействиям, у других репарирующие системы оказываются малоэффективными. У одних и тех же организмов работа репарирующих систем и вероятность исправления генетических повреждений сильно зависят от условий, в которых находится клетка, особенно от тем-

Рис. 82. Схема работы ферментов, участвующих в темновой репарации:

1 — поражение молекулы ДНК мутагеном; 2 — надрез эндонуклеазой одной нити ДНК вблизи поражения; 3 — выщепление поврежденного участка эндо- или экзонуклеазой; 4 — расширение образовавшейся брешы с помощью экзонуклеазы; 5 — репаративная репликация на участке брешы с помощью ДНК-полимеразы; 6 — соединение отпрепарированных участков с помощью лигазы.



пературы, света и состава питательной среды. ДНК в процессе клеточного метаболизма и при ошибках репликации получает много повреждений. Однако под влиянием эндонуклеаз и в процессе репаративного синтеза эти повреждения устраняются, благодаря чему сохраняется передача исходной наследственной информации в поколениях клеток и организмов. Природа использовала в процессе эволюции преимущество строения ДНК из двух комплементарных нитей и выработала механизмы, реализующие избыточность содержащейся в них наследственной информации для повышения стабильности генетических программ. При повреждении какого-либо участка одной полинуклеотидной цепи другая цепь может служить не только для восстановления генетической информации, но и для исправления повреждения. Для диплоидной клетки летальным является поражение обеих копий хотя бы одного гена.

Генетическая рекомбинация и репарация. В основе генетической рекомбинации лежит кроссинговер — обмен идентичными участками гомологичных хромосом. Молекулярный механизм объяснения этого процесса был предложен Говард-Фландерсом, который исходил из предположения, что в репарации и рекомбинации участвуют одни и те же ферменты. В комплементарных цепях двух гомологичных хромосом под действием эндонуклеазы и экзонуклеазы в строго определенных точках происходят сначала разрывы, а затем расщепление разорванных цепей. После этого ДНК-полимераза осуществляет репаративную репликацию и нуклеотидные цепи сшиваются лигазой.

Радиочувствительность и критические дозы облучения. Чтобы предупредить вредное действие ионизирующей радиации и использовать ее для получения индуцированных мутаций, необходимо иметь представление о радиочувствительности различных организмов. Ионизирующие излучения оказывают на организм вредное действие, а при большой дозе летальны (смертельны). Установлено, что человек за всю жизнь (70 лет)

в основном от естественной радиации получает 10 Р. Доза 700 Р для него летальна. 35 Р увеличивают частоту мутаций большинства генов. 10 000 Р летальны для картофеля, 600 Р — для мыши, для амебы летальная доза лежит за пределами 100 000 Р, 2 500 000 Р способны убить любой живой организм.

Ядро клетки более чувствительно к облучению, чем цитоплазма. Оно может поражаться при дозе, равной всего нескольким рентгенам, в то время как цитоплазма способна выносить большие дозы. Различие в радиочувствительности ядра и цитоплазмы может достигать величины 100 000 и более раз. У некоторых животных, например тутового шелкопряда, морского ежа, цитоплазма не теряет жизнеспособности при облучении дозами в несколько десятков и даже сотен тысяч рентген. Б. Л. Астауров подвергал яйца тутового шелкопряда очень высокой дозе рентгеновского облучения. При этом ядра во всех яйцеклетках погибали. Но если затем такие яйцеклетки «оплодотворялись» необлученной спермой, из них развивались нормальные самцы.

В радиационной генетике, кроме летальной, различают критическую дозу облучения. *Критической* называют такую дозу, при которой наблюдается сильное угнетение организмов, но значительная часть их все-таки выживает и дает большое число мутаций. Так, критические дозы радиации гамма-лучей ( $^{60}\text{Co}$ ) при воздействии на сухие семена, когда выживает около половины растений, для большинства видов лежат за пределами 10 кР. Наименее радиочувствительны виды семейства Крестоцветные (Капустные), а из других растений — лен. Высокой радиочувствительностью отличаются горох, подсолнечник и клубни картофеля (табл. 16).

В настоящее время критические дозы установлены более чем для 150 культурных и многих диких видов растений. Критические дозы их колебались от 400 до 200 000 Р. Существенные различия по устойчивости к радиации установлены между растениями одно-

16. Критические дозы облучения лучами Рентгена и гамма-лучами для некоторых растений

Растение	Критическая доза, кР	Растение	Критическая доза, кР
Кукуруза	11	Конопля	30
Рожь	10—20	Редис	100—200
Ячмень	20—25	Клеццевина	50
Овес	25—30	Горчица	100
Пшеница мягкая	15—20	Лен	100—200
Горох	5—10	Яблоня (покоящиеся почки)	5—7,5
Фасоль	10	Виноград (лоза)	7,5
Соя	12—20	Сосна и ель	0,9
Томат	20	Ольха	10
Картофель (клубни)	5	Душистый горошек	10
Подсолнечник	7	Дурман	20
Гречиха	20		

Примечание. У всех культур, где нет уточнения в скобках, критическую дозу определяли для сухих семян.

го и того же вида, но имеющими разное число хромосом. Например, если для обыкновенной диплоидной 16-хромосомной гречихи критическая доза облучения измеряется 20 кР, то для тетраплоидной формы она равняется 32 кР.

**Модифицирование мутагенного эффекта.** Частоту и спектр мутаций, индуцируемых определенными мутагенами у данного объекта, можно существенно менять, т. е. модифицировать. Это достигается путем изменения режима мутагенной обработки или применения до, во время или после воздействия некоторых специфических агентов.

Повреждающее влияние ионизирующих излучений, в частности лучей Рентгена, на хромосомный аппарат и ростовые процессы клеток можно в значительной степени снижать путем воздействия многими факторами, например химическими веществами (колхицином, углекислым газом), температурой и т. д. Агенты, обладающие способностью понижать частоту спонтанных или индуцированных мутаций, называются *антимутагенами*. При их воздействии может существенно изменяться соотношение хромосомных aberrаций и генных мутаций. Так, повреждающий эффект высоких доз  $\gamma$ -излучения (40—50 кР) на семена хлопчатника можно в значительной степени снижать обработкой их высокой (60—70°C) или низкой (—78°C). При этом наблюдается более широкий спектр мутаций и выделяются формы с хозяйственно-ценными признаками. В. В. Хвостова и К. А. Эльшуни проводили облучение семян пшеницы на сухом льду при температуре —78°C и сразу после облучения замачивали их в дистиллированной воде при 60°C. После этого семена помещали в чашки Петри, где их выдерживали в течение полутора часов в кипяченой дистиллированной воде при обычной комнатной температуре.

Использование такой дополнительной методики при облучении семян снижало число клеток с перестройками хромосом в 2—5 раз, резко повышало выживаемость растений после обработки мутагенами семян ( $M_1$ ) и давало большое число видимых мутаций в следующем поколении ( $M_2$ ). Даже при воздействии заведомо летальной дозой в 40 кР, используя эту методику, удалось снять значительную долю повреждений хромосом и выявить во втором мутантном поколении большое число мутаций. Полученные в этих опытах данные указывают на то, что перестройки хромосом, наблюдаемые в первом поколении мутантов, и генные мутации, обнаруживаемые в  $M_2$ , — относительно разные процессы. Им можно в значительной степени управлять.

В опытах по облучению дрозофилы и некоторых растений было установлено, что эффект ионизирующей радиации в сильной степени зависит от того, в присутствии кислорода или без него оно проводится. Оказалось, что бескислородная среда является защитным средством против ионизации, облучение же в атмосфере чистого кислорода резко увеличивает процент мутаций. Возрастные частоты мутаций при действии ионизирующей радиации в присутствии кислорода получило название *кислородного эффекта*.

Оказалось, что и после облучения повышенные в среде кислорода усиливает повреждающий эффект ионизации, в то время как в бескислородной среде он заметно ослабляется. Явление кислородного эффекта указывает на то, что перестройки хромосом, происходящие под влиянием ионизации, являются вторичным процессом и возникают в результате обратимых нарушений содержимого клетки.

**Химические мутагены.** Возможность получения наследственных изменений под влиянием химических веществ была установлена вскоре после открытия мутагенных свойств ионизирующих излучений. В 1932 г. В. В. Сахаров сообщил о получении мутаций у дрозофилы при обработке яиц этой мушки 10%-ным раствором йодистого калия. В 1933 г. М. Е. Лобашев на том же объекте установил мутагенное действие аммиака. Позднее появляются работы, в которых приводится целый ряд химических веществ, вызывающих мутации. В 1946 г. Ш. Ауэрбах и Д. Робсон открыли мутагенное действие горчичного газа (иприта), а И. А. Рапопорт обнаружил мутагенное свойство формальдегида и сильное мутагенное действие простейшего гетероциклического соединения — этиленимина. Последний оказывается в равной степени высокоэффективным мутагеном как на животных (*Drosophila*), так и на растительных объектах (*Crepis capillaris*). В настоящее время известно свыше 400 различных химических мутагенов. Но реакции их взаимодействия с наследственным материалом клетки изучены еще недостаточно, поэтому пока можно дать лишь простейшую схему их классификации.

Классификация химических мутагенов и некоторые особенности их действия. I. *Ингибиторы азотистых оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот.* Сюда входят: кофеин, этилуретан, теобромин, 5-аминоурацил и др. Эти мутагены подавляют синтез гуанина и тимина, в результате чего образуются необычные основания, которые затем включаются в ДНК и тем самым вызывают мутации.

II. *Аналоги азотистых оснований, включающиеся в нуклеиновые кислоты.* К ним относятся кофеин, 5-бром урацил и некоторые другие галогеносодержащие аналоги тимина. Эти соединения включаются в ДНК на место тимина. Некоторые производные урацила, включаясь в РНК вируса табачной мозаики, вызывают у него мутации.

III. *Алкилирующие соединения.* Этот класс объединяет большую часть всех известных в данное время химических мутагенов. Наиболее распространенные из них: диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС), этиленимин (ЭИ), нитрозоэтилмочевина (НЭМ), нитрозометилмочевина (НММ), 1,4-бисдиазоацетилбутан, а также N-нитрозоалкилмочевина, горчичный газ (иприт) и др. Алкилирующие соединения имеют алкильные группы, т. е. разные радикалы, например  $\text{CH}_3$ ,  $\text{C}_2\text{H}_5$ ,  $\text{NH}$  и т. д., в которых водород может замещаться через азот, кислород или серу отрицательно заряженными частями ДНК, РНК, белков и некоторых других компонентов клетки.

В ДНК наиболее активно алкилируются фосфатные группы и азотистые основания, особенно гуанин. В результате реакции алкилирования происходит гидролиз сахаро-фосфатной связи, и нить ДНК разрывается. При алкилировании оснований ДНК возникновение мутаций, очевидно, связано с нарушением точности авторепродукции молекул ДНК. При этом, например, вместо пары Г—Ц может образоваться пара Г—Т.

Среди алкилирующих соединений особенно высокой активностью отличаются этилметансульфонат, нитрозоэтилмочевина, нитрозометилмочевина, 1,4-бис-



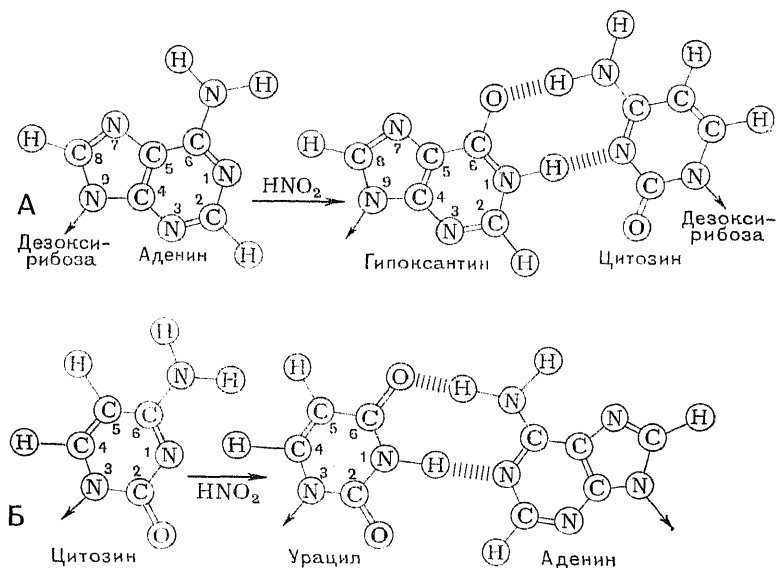


Рис. 83. Превращение аденаина в гипоксантиин и цитозина в урацил в результате реакции дезаминаирования:

А — аденин дезаминируется до гипоксантина, который затем образует пару не с тиминном, а с цитозином; Б — цитозин дезаминируется до урацила, который после этого взаимодействует не с гуанином, а с аденином.

диазоацетилбутан и некоторые другие вещества, способные вызывать до 100% мутаций. Такие соединения называют супермутагенами. Ведутся работы по созданию новых эффективных мутагенов, особенно не вызывающих перестроек хромосом.

IV. *Окислители, восстановители и свободные радикалы.* В эту группу мутагенов входят: азотистая кислота, перекиси, альдегиды, соли тяжелых металлов, кислород и др. Наиболее хорошо изучена реакция взаимодействия азотистой кислоты с аминогруппами оснований нуклеиновых кислот. Азотистая кислота вызывает мутации вируса табачной мозаики, некоторых фагов, бактерий и дрожжей. Ее мутагенный эффект связан с дезаминарованием пуринов и пиримидинов ДНК и РНК, т. е. с отделением от них группы  $\text{NH}_2$ . При этом дезаминированный аденин превращается в гипоксантиин (рис. 83), который в молекуле ДНК образует комплементарную пару уже не с тиминном, а с цитозином. Реакция дезаминаирования идет по уравнению:  $\text{R-NH}_2 + \text{HNO}_2 = \text{R-OH} + \text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$ .

Аналогично этому дезаминированный цитозин превращается в урацил, соединяемый затем с аденином. Следовательно, происходит замена пары оснований А—Т на Г—Ц или Ц—Г на У—А (см. рис. 81) в молекуле ДНК, являющаяся источником индуцированных точковых мутаций.

V. *Акридиновые красители.* Мутагенный эффект акридинов, или акридиновых красителей, связан с тем, что, реагируя с ДНК, они образуют комплекс, мешающий нормальной репликации ее молекулы. В результате этого во вновь синтезированной молекуле ДНК выпадают или оказываются лишними одна или несколько пар азотистых оснований.

Концентрации и характер действия химических мутагенов. Изучение химического мутагенеза у культурных растений позволило установить характер наследственных изменений в зависимости от дозы мутагена. При небольших кон-

центрациях возникают главным образом малые мутации, касающиеся количественных признаков; с увеличением концентрации возрастает число резких мутаций, связанных с перестройкой хромосом. Н. С. Эйгес изучала мутагенный эффект различных концентраций этиленмина при воздействии на семена пшеницы. При концентрациях 0,01—0,04% основную массу мутаций составляли крупнокосые формы, устойчивые к заболеваниям, со слабым восковым налетом, и другие малые мутации, почти не отличающиеся от исходного сорта. Увеличение концентрации до 0,06—0,12% не повышало общего числа мутаций, но в этом случае преобладали резкие мутации, спельтоиды, эректоиды, скверхеды и другие резкие морфологические изменения, часто связанные с хромосомными абберациями.

Особенности действия радиации и химических мутагенов. Ионизирующие излучения вызывают главным образом хромосомные перестройки, сопровождающиеся резким изменением строения и функций организмов. Большинство таких мутаций вредные. Но в последнее время получены полезные наследственные изменения (устойчивость к болезням и др.) в результате дупликаций.

Химические мутагены вызывают преимущественно точковые (генные) мутации, влияющие на физиологические и количественные признаки. Но, как выяснено в последнее время, используя химические мутагены в больших концентрациях, можно получать такие же большие перестройки хромосом, какие обычно наблюдаются при действии ионизирующей радиации.

Радиационный и химический мутагенез противопоставлять друг другу неверно. В зависимости от объекта и поставленной цели можно использовать тот или иной из них или оба одновременно. Например, интенсивность мутагенеза сильно возрастает при совместном применении ультрафиолетовой радиации и химических мутагенов.

Наследственная изменчивость организмов в природе все время находится под влиянием естественных условий, к которым относятся непрерывное излучение земного и космического происхождения, химические процессы внутри организма и мутагены в виде полупродуктов нормального синтеза органических веществ, а также ошибки синтеза в процессе удвоения молекул ДНК.

**Возникновение мутаций при старении семян.** Для изучения причин и сущности мутационного процесса большое значение имело установленное М. С. Навашиным в 1933 г. повышение частоты мутаций в процессе старения семян у *Crepis tectorum*. Это открытие подтвердилось в опытах А. Блэксли на *Datura stramonium* и в ряде других исследований на различных растениях. Так, в опытах Г. Штуббе частота рецессивных мутаций у семян львиного зева, хранившихся в течение 5—10 лет, повышалась до 14% по сравнению с 1,5% у обычных. Недавно было показано, что свежесобранные семена пшеницы примерно в 3 раза менее мутабельны, чем хранившиеся в течение нескольких лет.

В результате цитологических исследований М. С. Навашин установил, что частота хромосомных аномалий, в особенности разрывов хромосом, возрастает по мере снижения всхожести семян. Старение семян идет тем сильнее, чем быстрее в них протекают процессы обмена веществ. Это было доказано прямыми опытами.

У семян, хранящихся при низкой температуре или в условиях, близких к анаэробным, когда их старение замедляется, наблюдается значительно меньше хромосомных мутаций в сравнении с семенами, хранящимися в условиях нормального доступа воздуха и при комнатной температуре. Предполагается, что повышение частоты мутаций в хранящихся семенах связано с возрастанием концентрации мутагенных метаболитов (автомутагенов), к которым относят молочную кислоту, уксусную кислоту, альдегиды, алкалоиды, кумарины и многие производные пуринов.

Интересно отметить, что у дрозофилы при хранении спермы в семяприемниках самок заметно повышается число рецессивных летальных мутаций.

### ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МУТАЦИЙ И ПРИНЦИПЫ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

Классификация мутаций по их действию на наследственные структуры. Действие мутагенов на наследственные структуры клеточного ядра неодинаково, поэтому возникают различные мутации.

Можно выделить три типа мутаций (см. схему на стр. 205 и рисунки 84 и 85).

Классификация мутаций по их действию и влиянию на организм. Действие, проявление и влияние мутаций на организм очень многообразны.

По действию мутации делят на *морфологические, физиологические* и *биохимические*. Они могут изменять проявление любого внешнего признака, влиять на функции отдельных органов, рост и развитие организма, вызывать различные изменения химического состава клеток и тканей и т. д.

По проявлению мутации могут быть доминантными и рецессивными, последние возникают значительно чаще, чем доминантные. Мутационный процесс, как правило, идет от доминантности к рецессивности. Доминантные мутации проявляются сразу же, в гетерозиготном состоянии; рецессивные могут проявляться, только когда мутировавший ген окажется в гомозиготном состоянии.

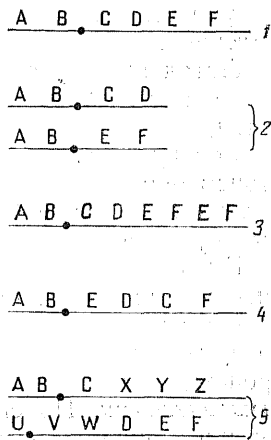


Рис. 84. Различные типы хромосомных мутаций:  
1 — нормальная хромосома;  
2 — делеция; 3 — дупликация;  
4 — инверсия; 5 — транслокация.

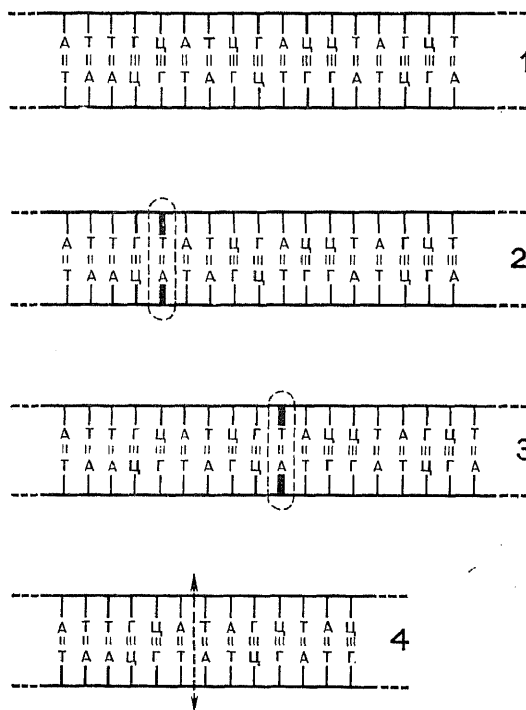


Рис. 85. Возникновение мутаций в молекуле ДНК:

1 — ген дикого типа; 2 — простая замена одной пары оснований другой парой; 3 — включение или выпадение одной пары оснований; 4 — утрата (делеция) или включение целой группы нуклеотидов.

По относительному влиянию на жизнеспособность и плодовитость организма мутации делятся на *полезные*, *нейтральные* и *вредные*.

Полезные мутации повышают устойчивость организма к неблагоприятным внешним условиям, вредные тормозят нормальный ход жизненных процессов, понижают жизнеспособность организма. К вредным относятся *летальные* (смертельные) мутации, обычно вызывающие гибель

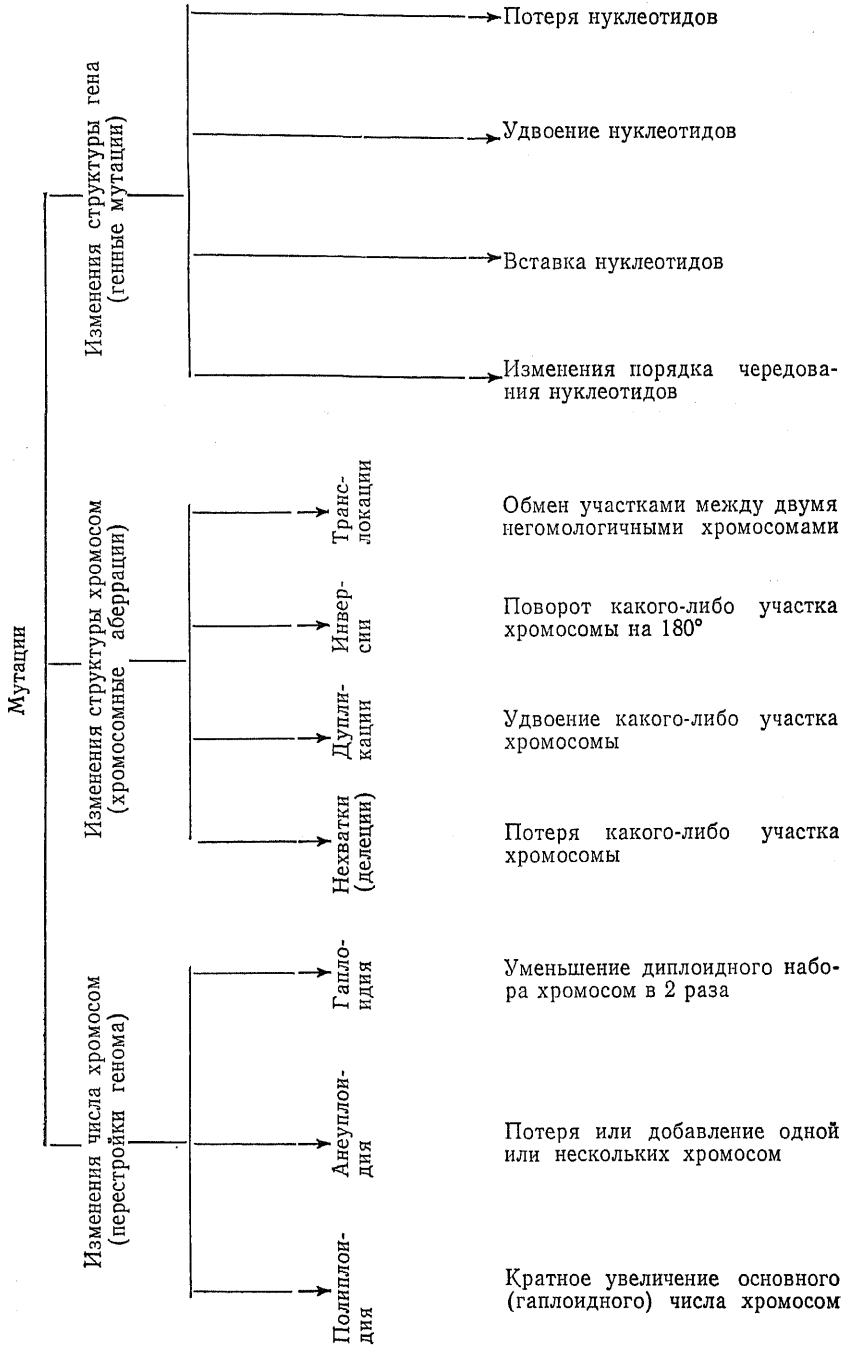
организма. Они могут быть и доминантными и рецессивными. Доминантные летальные мутации в результате непосредственного проявления быстро удаляются естественным отбором, рецессивные же могут накапливаться в генотипе и проявляться в последующих поколениях.

Летальные мутации у растений выражаются, например, в способности образовывать корни, гибели зародыша, альбинизме и т. д.

Совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена, называют *спектром мутаций*. При большом их разнообразии говорят о широком спектре; однотипные мутации характеризуются узким спектром.

**Генеративные и соматические мутации.** Мутационная изменчивость происходит на различных этапах развития организма и во всех его клетках. Мутации, возникающие в гаметах и клетках, из которых они образуются, называются *генеративными*. Мутации, происходящие в соматических клетках организма, называются *соматическими*. По своей природе генеративные и соматические мутации ничем не отличаются. И те, и другие связаны с изменением структуры хромосом, и возникают они примерно с одинаковой частотой. Но по характеру проявления и значимости для эволюции и селекции различия между этими видами мутаций очень существенны.

Схема классификации основных типов мутаций



Генеративные мутации при половом размножении передаются следующим поколениям организмов. Доминантные мутации проявляются уже в первом поколении, а рецессивные — только во втором и последующих поколениях, при переходе их в гомозиготное состояние. Соматические мутации возникают в диплоидных клетках, поэтому проявляются только по доминантным генам или по рецессивным генам в гомозиготном состоянии. Они имеют большое значение для эволюции организмов, у которых возможно вегетативное размножение.

Очень многие растения, например плодовые и ягодные культуры, размножаются вегетативным путем. У них любая соматическая мутация, возникшая в тканях, из которых может развиться новое растение, будет передана последующим поколениям. У плодовых растений хорошо изучены мутации, происходящие в клетках точек роста, так называемые *почковые мутации*. Раньше их называли спортами. Первый, созданный в 1888 г. И. В. Мичуриным сорт яблони Антоновка шестисотграммовая ведет свое начало от почковой мутации, обнаруженной у сорта Антоновка могилевская белая. Многие лучшие американские сорта яблони также выведены на основе использования соматических мутаций у этой культуры.

**Прямые и обратные мутации.** При мутации гена дикого типа и последующем переходе возникшего изменения в первоначальное состояние можно говорить о прямой и обратной мутации. Например, у дрозофилы доминантный ген красной окраски глаз  $w^+$  может мутировать в рецессивный ген белой окраски  $w$ , который, в свою очередь, дает обратную мутацию.

Схематически прямое и обратное мутирование гена можно изобразить так:  $A \rightleftharpoons a$ .

Как правило, прямые мутации рецессивные, а обратные — доминантные. Поэтому для большинства генов частота прямых мутаций значительно выше, чем обратных. Очень часто рецессивные мутации связаны с потерей наследственного материала хромосомы, и обратная мутация в этом случае невозможна. Некоторые небольшие хромосомные нехватки по их внешнему проявлению бывают трудно отличить от точковых мутаций, не связанных с потерей наследственного материала хромосомы. Но это различие можно установить по способности полученного изменения к обратному мутированию.

В первом случае обратная мутация невозможна, во втором ее можно получить.

**Крупные и малые мутации.** Все мутации по степени их фенотипического проявления делят на два класса: *крупные*, или *видимые*, и *малые*.

Внимание генетиков долгое время было сосредоточено на изучении исключительных, крупных мутаций, связанных с видоизменением развития целых органов, появлением различного рода уродств и т. д. Они легко обнаруживаются по отдельным мутантным особям.

Примером крупных мутаций служат мутации энотеры, описанные Г. Де-Фризом.

В дальнейшем было установлено, что мутации в различной степени изменяют любой признак или свойство организма. Наряду с мутациями, вызывающими резкие наследственные изменения, были обнаружены мутации, которые могут в очень незначительной степени изменять физиологические, морфологические и любые количественные признаки организмов. Это так называемые малые мутации. Они представляют собой небольшие трансгрессирующие наследственные изменения, вызываемые в большинстве случаев обычными внешними условиями и проявляющиеся в средних величинах того или иного признака в потомстве.

Малые мутации впервые были описаны в 1930 г. Э. Баумом у львиного зева, затем у этого же растения их подробно изучал Г. Штуббе, у табака — Е. Ист, в дальнейшем другие исследователи обнаружили их у многих растений.

При индуцированном мутагенезе крупные видимые мутации выделяют по отдельным измененным растениям в  $M_2$  (второе мутантное поколение), а малые — в результате математической обработки данных изменчивости нужного признака у целых семей в  $M_3$ . В результате малых мутаций может, например, едва заметно укоротиться ость или увеличиться длина колоса, незначительно возрасти морозостойкость или содержание белка в зерне и т. д. Малые мутации под влиянием мутагенов возникают значительно чаще, чем крупные. Например, П. К. Шкварников, облучая яровую пшеницу Мильтурум 553 гамма-лучами в дозе от 1 до 15 кР, получил крупных мутаций 18,5%, а малых 49%, или почти в 3 раза больше.

Малые мутации создают огромную наследственную изменчивость хозяйственно-полезных и биологических признаков (продуктивность, содержание питательных веществ, устойчивость к неблагоприятным условиям и т. д.) и имеют большое значение в селекции и эволюции. В настоящее время хорошо известно, что крупные мутации, за редким исключением, не дают начала новым видам, так как организмы с такими изменениями недостаточно хорошо приспособлены к внешним условиям и не могут успешно конкурировать с исходными видами.

Изучение внешнего проявления малых мутаций показало, что огромное большинство биологически важных признаков, по которым различаются растения одной популяции, определяется не одним и даже не двумя-тремя генами, а их комплексом и еще большим числом генов-модификаторов. Такая полигенная система, лежащая в основе развития жизненно важного признака или физиологического свойства, надежно страхует организм от случайного вредного изменения генотипа. Когда признак определяется структурой многих локусов, особенно если они находятся в разных хромосомах, создается устойчивая генетическая система и возможность случайного нарушения нормального его развития почти

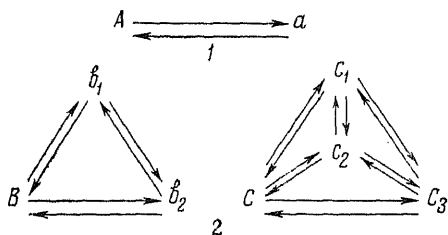


Рис. 86. Схема простого (1) и множественного аллелизма (2) (слева — серия из трех аллелей; справа — серия из четырех аллелей).

исключается. Следовательно, проявление свойств гена в этом случае определяется свойствами целого генома, а возможно, и воспроизводительной клеткой в целом. Так как малые мутации в большинстве случаев не оказывают значительного влияния на жизнеспособность организма, они могут накапливаться в популяции, создавая огромный резерв наследственной изменчивости. Создаваемое и за-

крепляемое в процессе естественного отбора сочетание малых мутаций дает начало формам, хорошо приспособленным к внешним условиям.

**Методы количественного учета мутаций.** После того как была доказана возможность искусственного получения мутаций, стала необходимой разработка методов их обнаружения и количественного учета. Особенно важно было овладеть методикой учета рецессивных мутаций. Эти мутации, во-первых, представляют наиболее обширный класс наследственных изменений; во-вторых, они не проявляются в гетерозиготном состоянии и поэтому могут передаваться во многих поколениях, не обнаруживая себя. Методы обнаружения мутаций у дрозофилы были предложены Г. Мёллером.

Разработан способ учета рецессивных мутаций у кукурузы. Его производят путем скрещивания испытываемых растений с растениями из линий-анализаторов, содержащих набор различных рецессивных генов в гомозиготном состоянии. У самоопыляющихся культур рецессивные мутации учитывают во втором или третьем мутантном поколении по результатам расщепления отдельных потомств индивидуально отобранных растений. Большие трудности встречаются при разработке методов количественного учета малых мутаций, касающихся развития хозяйственно-биологических признаков культурных растений.

Малые мутации характеризуются вариационными рядами, входящими друг за друга, и смешиваются с модификациями. Поэтому обнаружить их очень трудно. Для этого используют специальные приемы: провокационные естественные и искусственные фоны (промораживание, заражение спорами ржавчины и др.); с помощью микрометодов определяют содержание и качество различных веществ в растениях; проводят биометрическую обработку данных изменчивости отдельных количественных признаков.

**Морфозы.** От мутаций следует отличать так называемые морфозы. По внешнему виду они очень похожи, возникают под влиянием на развитие организма тех же факторов — радиации, химических веществ и т. д. Несмотря на то, что морфозы обычно представляют более или менее выраженное отклонение по сравнению с



родительскими формами, приспособительного значения они не имеют. В последующих поколениях морфозы не сохраняются и, следовательно, являются одной из форм ненаследственной индивидуальной изменчивости организма.

В результате воздействия на растения ионизирующей радиации наряду с мутациями возникают неотличимые от них *радио-морфозы*, а при воздействии химическими мутагенами — *хемоморфозы*. Поэтому в первом поколении отбор полезных мутаций обычно не проводят, а начинают его, как правило, лишь со второго мутантного поколения.

**Эффект положения гена.** В результате хромосомных перестроек — транслокаций, инверсий, дупликаций, нехваток — гены могут перемещаться из одной хромосомы в другую. В ряде случаев это сопровождается изменением фенотипического их проявления. В 1925 г. американский генетик А. Стертевант наблюдал у дрозофилы изменение действия гена *Var* (полосковые глаза) в зависимости от его положения в хромосоме. Когда два гена *Var* находились в двух гомологичных хромосомах, то есть занимали нормальное положение, число фасеток в глазу было больше, чем при перемещении локуса, несущего этот ген, в одну и ту же хромосому. Так в генетике возникло представление об «*эффекте положения гена*».

В 30-х годах Н. П. Дубинин, Б. Н. Сидоров, В. В. Хвостова установили «эффект положения» для нескольких генов, локализованных в III и IV хромосомах. Например, рецессивный ген *hairy*, вызывающий образование у мухи дополнительных щетинок, при перемещении его путем транслокации из III в IV хромосому проявлял свое действие в гетерозиготном состоянии. При возвращении этого гена на прежнее место в III хромосому он в гетерозиготном состоянии, как и прежде, не проявлялся. Следовательно, «эффект положения гена» обладает свойством обратимости.

В результате изучения «эффекта положения» было установлено, что перемещение гена в хромосомном комплексе может сопровождаться изменением его действия и ослаблением доминирования, а также изменением частоты мутирования. Гены, локализованные в одной хромосоме, связаны между собой и оказывают взаимное влияние друг на друга. Любой ген, являясь дискретной единицей наследственности, в то же время проявляет свое действие в системе целостного генотипа.

**Множественный аллелизм.** При анализе наследования, связанного с независимым комбинированием генов, их взаимодействия и сцепленного состояния мы исходили из представления о двух возможных состояниях гена одного участка гомологичных хромосом, например *A* и *a* или *B* и *b*. Но в процессе изучения мутаций было установлено, что один и тот же локус хромосомы в результате изменения своего строения может находиться в нескольких состояниях, образуя не два, а серию аллелей. Это явление получило название *множественного аллелизма* (рис. 86). Например, по гену окраски глаз у дрозофилы выявлена серия аллелей, состоя-

щая из 12 генов. Различные структурные состояния одного и того же локуса хромосомы, контролирующего окраску глаз у этой мушки, проявляются в серии аллелей, определяющих белую, слоновой кости, пурпурную, слабоокрашенную, темно-желтую, абрикосовую, медовую, вишневую, коралловую, эозиновую, кровавую и красную окраски (дикий тип).

Множественный аллелизм по окраске шерсти хорошо изучен у грызунов. Например, у кроликов установлена серия аллелей этого признака: черный, шиншилла, гималайский (неполный альбинос — имеет черные уши, лапы и кончик хвоста) и альбинос — белый кролик с красными глазами. Все гибриды  $F_1$  от скрещивания черных кроликов с гималайскими имеют черную окраску, а в  $F_2$  происходит расщепление в отношении 3 черных : 1 гималайский. Если гималайский кролик скрещивается с альбиносом, то все потомство  $F_1$  гималайское, а в  $F_2$  на три гималайских кролика приходится один альбинос. Расщепление по моногибридной схеме в отношении 3 : 1 указывает на то, что все гены этой серии принадлежат одной аллельной паре. Если бы они находились в разных локусах, то наследование шло по дигибридной или какой-нибудь другой более сложной схеме.

Каждый член множественной серии аллелей может возникнуть из любого другого члена или непосредственно от гена дикого типа. Явление доминирования в множественной серии имеет ту особенность, что каждый из ее членов может полностью или частично подавлять проявление любого другого члена:  $A > a_1 > a_2 > a_3$  или  $A < a_3 < a_1 < a_2$  и т. д. В диплоидном наборе хромосом клетки каждая серия множественных аллелей может быть представлена только двумя ее членами, например  $Aa$ ,  $Aa_3$ ,  $Aa_1$ ,  $Aa_2$  и т. д.

В фактах множественного аллелизма находит подтверждение положение о случайном характере мутаций и способности гена изменяться в различных направлениях.

### **ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ В НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

Среди множества разнообразных наследственных изменений можно установить известные правильности: родственные в систематическом отношении виды характеризуются сходными типами мутаций. Изучение этого вопроса позволило Н. И. Вавилову установить, что систематически близкие виды растений имеют сходные и параллельные ряды наследственных форм и чем ближе друг к другу стоят виды по происхождению, тем резче проявляется сходство между рядами морфологических и физиологических признаков. Например, у различных родов злаков — риса, пшеницы, ячменя, овса, проса, сорго, кукурузы, пырея — были обнаружены сходные ряды наследственных изменений по остиности колоса, окраске, форме и консистенции зерна, скороспелости, холодостойкости, отзывчивости на удобрения и т. д. (табл. 17).

17. Гомологические ряды наследственной изменчивости признаков зерна и биологических свойств видов в семействе Мятликовые (Злаковые)

Наследственно изменяющиеся признаки и свойства		Рожь	Пшеница	Ячмень	Овес	Гресо	Сорго	Кукуруза	Рис	Парей
<i>Признаки зерна</i>										
Окраска	белая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
	красная	++	++	+	-	+	+	+	+	+
	зеленая	++	++	++	+	+	-	+	+	+
	черная	++	++	++	+	+	+	+	+	+
Форма	фиолетовая	++	++	++	-	-	+	+	+	+
	округлая	++	++	++	+	+	+	+	+	-
Консистенция	удлиненная	++	++	++	+	+	+	+	+	+
	стекловидная	++	++	++	+	+	+	+	+	+
	мучнистая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	восковидная	-	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Биологические свойства</i>										
Образ жизни	озимый	+	+	+	+	+	-	-	+	+
	яровой	++	++	++	+	+	+	+	++	++
Скороспелость	полуозимый	+	++	++	+	+	+	++	++	++
	поздняя	++	++	++	+	+	+	++	++	++
Экологический тип	ранняя	++	++	++	+	+	+	++	++	++
	гидрофит	++	++	++	+	+	+	++	++	++
Холодостойкость	ксерофит	++	++	++	+	+	+	++	++	++
	низкая	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Отзывчивость на удобрения	высокая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	низкая	+	+	+	+	-	-	+	-	-

Примечание. Знаком + обозначены формы, имеющие данный признак или свойство.

На основе обобщения огромного количества наблюдений Н. И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов.

Этот закон может быть выражен в виде формулы:

$$L_1(a+b+c \dots);$$

$$L_2(a+b+c \dots);$$

$$L_3(a+b+c \dots);$$

Буквой *L* обозначены родственные виды или роды растений, а буквами в скобках — ряды сходных наследственных признаков.

В основе гомологической изменчивости лежат две причины:

1) единство генетической структуры ближайших видов и родов, общность их происхождения;

2) определенное действие отбора в относительно сходных условиях внешней среды.

Использование закона гомологических рядов в селекции позволяет правильно ориентироваться в многообразии наследственных изменений: находить нужные, но отсутствующие в данное время у того или иного вида формы, если они имеются у родственного вида, или создавать их искусственно. У твердой пшеницы до 20-х годов текущего столетия были известны только остистые разновидности. Но наличие безостых разновидностей у мягкой пшеницы указывало на возможность нахождения или создания путем гибридизации безостых форм твердой пшеницы. Такие формы действительно были обнаружены Н. И. Вавиловым в Абиссинии (Эфиопия), а известный саратовский селекционер А. П. Шехурдин в результате скрещивания твердых остистых сортов с мягкими безостыми вывел безостые сорта твердой яровой пшеницы.

Мягкая пшеница представлена в культуре озимыми и яровыми формами, у твердой же до последнего времени были известны лишь типичные яровые формы. Исходя из закона гомологической изменчивости можно было предположить, что и у этого вида будут обнаружены или созданы озимые сорта. Такие сорта твердой озимой пшеницы действительно выведены Ф. Г. Кириченко. На основании закона гомологических рядов были созданы безъязычковые формы ячменя, обнаружены и выведены формы и сорта чечевицы с зелеными семядолями, найдены формы сои с неопушенными бобами и т. д.

Гомологические ряды изменчивости имеются и у животных. Например, цветные расы (альбиносы, черные, голубые, горностаевые) известны у морских свинок, кроликов и некоторых других грызунов. У различных видов микроорганизмов обнаружены сходные биохимические наследственные изменения.

Закон гомологических рядов выражает общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов. Он является биологической основой разработки методов направленного получения нужных наследственных изменений.

В результате большой работы, проведенной генетиками различных стран, выяснены многие важные вопросы, касающиеся теории и практического использования мутационного процесса.

1. Мутации происходят в природе в естественных условиях у всех организмов, от бактерий до человека. Мутационная изменчивость — неотъемлемое свойство всего живого.

2. Мутации можно получать путем воздействия на подопытные организмы соответствующими внешними условиями. Частота их при этом увеличивается во много раз.

3. Мутации являются результатом сложных физиологических процессов, происходящих в клетках и основанных на физико-химических реакциях.

4. Происходящие в результате мутаций изменения генетической структур клетки обуславливают различные фенотипические изменения, касающиеся любых внешних или внутренних особенностей организма: морфологических, физиологических, биохимиче-

ских. Эти изменения стойко передаются в последующих поколениях.

5. Мутационный процесс при современных методах воздействия, кроме получения полиплоидных форм, ненаправленный. Мутации не адекватны внешним воздействиям. Мутационные изменения затрагивают любые признаки и свойства организмов, и отклонения от исходного типа могут происходить во многих возможных направлениях.

6. Наследственная изменчивость организма данного вида или формы не может идти в каком угодно направлении, она материально обусловлена возможностями изменений его генетических структур.

На основе изучения основных особенностей естественного и экспериментального мутагенеза в генетике возникла *проблема направленного получения наследственных изменений*.

Из 1000 мутаций, индуцируемых в настоящее время у растений, в среднем только одна представляет какой-либо интерес для селекции. Поэтому разработка методов направленного получения нужных полезных мутаций — одна из важнейших и наиболее трудных задач биологии. В решении этой задачи исходят из возможности использования определенных воздействий, вызывающих направленные наследственные изменения путем перестройки хромосом и их молекулярных структур. Пока это достигается лишь путем полиплоидии.

Мутации идут в природе, как мы теперь знаем, в различных направлениях, и возникновение каждой из них у того или иного организма — событие случайное. Но в то же время мутационный процесс в целом подчинен определенной закономерности, состоящей в том, что характер возможных мутаций у любого организма определен генетической системой вида (рода). Каждый генотип может мутировать в разных, но далеко не в любых направлениях. В процессе эволюции видовых генетических систем их спектры мутаций получали определенные очертания, те или иные границы.

Для правильного понимания и решения проблемы направленного получения мутаций необходимо исходить из того, что мутации представляют собой химические изменения участков молекулы ДНК. Это положение нашло прямое экспериментальное подтверждение на вирусах. Из вируса табачной мозаики выделили РНК и поместили ее в пробирку. На нее воздействовали азотистой кислотой и затем вводили в клетки листьев табака. При этом обнаружили новые мутантные формы. Оказалось, что под воздействием азотистой кислоты РНК претерпевает определенные химические изменения: аденин переходит в гипоксантин, гуанин — в ксантин и цитозин — в урацил. Изменения этих азотистых оснований в результате мутагенного действия азотистой кислоты вызывают появление специфических (характерных) мутаций (рис. 87).

Данные опыты показывают, что в основе наследственных изменений лежат элементарные химические превращения нуклеотидов в молекуле нуклеиновых кислот.

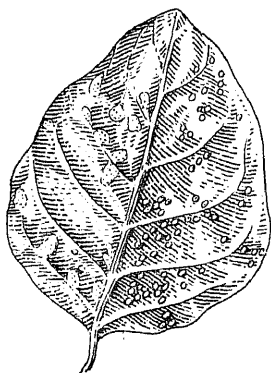


Рис. 87. Появление специфических мутаций под влиянием мутагенного действия азотистой кислоты:

*левая* половинка листа заражена ВТМ дикого типа, *правая* — мутантным штаммом.

Только факторы, действующие на уровне молекулярных и внутриклеточных систем, могут вызывать мутации. В поколениях организма, на который действовали индуцирующими факторами, могут воспроизводиться только те признаки, которые в своем развитии обусловлены изменением наследственных молекулярных структур половых клеток. Действие на организм любых внешних факторов, как бы сильно они ни меняли условия его жизни и фенотипическое выражение признаков, если при этом не изменятся молекулярные наследственные структуры воспроизводящих клеток, останется для наследственной изменчивости «действием на расстоянии» и не окажет на нее влияния. Для правильного понимания процесса возникновения наследственных изменений под влиянием внешних условий большой интерес представляют эксперименты В. М. Шевцова по индуцированию мутантов с измененным вегетационным периодом, в частности получение под воздействием N-нитрозэтилмочевины из озимого сорта ячменя ультраскороспелого ярового мутанта.

Чтобы овладеть процессом направленного получения мутаций, необходимо научиться так изменять порядок чередования нуклеотидов в молекуле ДНК, чтобы при этом изменялись определенные гены, ответственные за развитие нужных признаков. Задача эта чрезвычайно трудная, пока наметились лишь некоторые наиболее общие подходы к ее решению.

Ставя задачу получения нужных наследственных изменений, необходимо учитывать: генотип сорта (формы); генетическую природу изменяемого признака (сколькими генами он определяется); фазу развития растения и митотическое состояние ткани, подвергающейся воздействию; вид и дозу мутагена и продолжительность его воздействия; возможность модифицирования мутагенного эффекта и влияния на репаративные процессы и т. д.

Мутагенные факторы различаются между собой по действию, и некоторые из них, по-видимому, проявляют известную избирательность по отношению к определенным участкам хромосом. В работах многих авторов установлено, что разные мутагены могут вызывать мутации, довольно существенно различающиеся по фенотипическому проявлению. Оказалось, например, что среди всех химических мутагенов по способности вызывать физиологические мутации у пшеницы выделяется этиленимин. В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук СССР изучали действие гамма-лучей (5 кР), этиленимина (0,04%, 12-часовая экспозиция), этилметансульфоната (0,1%, 12-часовая экспозиция) на горох сорта Торсдаг. Оказалось, что гамма-лучи да-

вали больше скороспелых форм, этиленмин—карликовых, а этилметансульфонат—форм с повышенным числом бобов и компактным их расположением. Способность этиленмина вызывать в большом количестве мутации карликовости отмечена и у других культур (пшеницы, кукурузы). А. Густафссон показал, что у ячменя разные локусы, обуславливающие мутации строения стебля, проявляют неодинаковую частоту мутаций под действием лучей Рентгена и быстрых нейтронов.

Химическая специфичность действия некоторых мутагенов изучена на вирусах. На этих объектах выявлены существенные различия между мутагенами по взаимодействию с молекулами ДНК, а также по количеству и характеру возникающих под их влиянием мутаций. Так, оказалось, что 5-бромурацил вызывает замену пар нуклеотидов, а профлавин — их вставку или удаление. Азотистая кислота вызывает как хромосомные перестройки, так и генные мутации, в то время как 5-бромурацил дает только последние, и т. д.

Используя специфические мутагены и модифицируя их генетическое действие, можно в определенных пределах изменять частоту и характер возникающих мутаций.

Установлено, что в период репликации разъединяющиеся цепи молекулы ДНК особенно чувствительны к мутагенам, и, следовательно, воздействие на них в это время должно значительно повысить эффективность мутационного процесса. Используя ультрафиолетовые лучи, можно последовательно денатурировать молекулы ДНК и одновременно с этим воздействовать на разъединяющиеся цепочки химическими мутагенами. Экспериментами на низших организмах установлено, что химические мутагены оказываются особенно эффективными, если их применение сочетается с ультрафиолетовым облучением.

Репликация молекулы ДНК идет по ее длине постепенно от одного участка к другому путем разрыва водородных связей. Следовательно, в разные моменты репликации различные участки ДНК должны обладать повышенной чувствительностью к некоторым химическим мутагенам, непосредственно реагирующим с азотистыми основаниями. Исходя из этого, было высказано предположение о возможности последовательного мутагенного воздействия на разные обнажающиеся локусы ДНК бактерий. Предполагается, что, воздействуя на нее в точно рассчитанные моменты времени «короткими ударами» химических мутагенов или радиации, можно включать в мутагенез разные гены.

Новые возможности в успешном решении проблемы направленного мутагенеза открываются в связи с установлением потенциальных повреждений генетического материала клетки и наличием в ней репарирующих систем. Следовательно, используя специфические мутагены и владея условиями, модифицирующими их генетическое действие, можно изменять мутационный процесс в желаемую сторону для получения направленных мутаций.

Овладение процессами направленного получения мутации мо-

жет в будущем обеспечить возможность создания форм организмов с нужными наследственными признаками и использования их в селекции.

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИСКУССТВЕННОГО МУТАГЕНЕЗА В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ**

Искусственный мутагенез — новый важный источник создания исходного материала в селекции растений. Применение ионизирующих излучений и химических мутагенов значительно увеличивает число мутаций. Однако значение экспериментального мутагенеза для селекции растений было понято не сразу. Л. Стадлер, первым получивший в 1928 г. искусственные мутации у культурных растений под действием лучей Рентгена, считал, что для практической селекции они не будут иметь никакого значения. Он пришел к выводу, что вероятность экспериментального получения изменений путем мутагенеза, которые превосходили бы формы, имеющиеся в природе, ничтожно мала. Отрицательно относились к мутагенезу и многие другие ученые.

А. А. Сапегин и Л. Н. Делоне были первыми исследователями, показавшими значение искусственных мутаций для селекции растений. В их опытах, проводившихся в 1928—1932 гг. в Одессе и Харькове, была получена серия хозяйственно-полезных мутантных форм у пшеницы. В 1934 г. А. А. Сапегин опубликовал статью «Рентгеномутации как источник новых форм сельскохозяйственных растений», в которой указывались новые пути создания исходного материала в селекции растений, основанные на использовании ионизирующей радиации. Но и после этого к применению экспериментального мутагенеза в селекции растений длительное время продолжали относиться отрицательно. Лишь в конце 50-х годов к проблеме использования в селекции экспериментального мутагенеза был проявлен повышенный интерес. Он был связан, во-первых, с крупными успехами ядерной физики и химии, давшими возможность использования для получения мутаций различных источников ионизирующих излучений (ядерные реакторы, ускорители элементарных частиц, радиоактивные изотопы и др.) и высокорезактивных химических веществ и, во-вторых, с получением этими методами на самых различных культурах практически ценных наследственных изменений. Особенно широко работы по экспериментальному мутагенезу в селекции растений развернулись в последние годы. Очень интенсивно они ведутся в Швеции, СССР, Японии, США, Индии, Чехословакии, Франции и некоторых других странах. В Институте химической физики АН СССР под руководством И. А. Рапопорта создан центр по химическому мутагенезу, координирующий работу многих сельскохозяйственных научно-исследовательских учреждений, использующих индуцированные мутации в качестве исходного материала в селекции.

Большую ценность представляют мутации, обладающие устойчивостью к грибным (ржавчине, головне, мучнистой росе, скле-



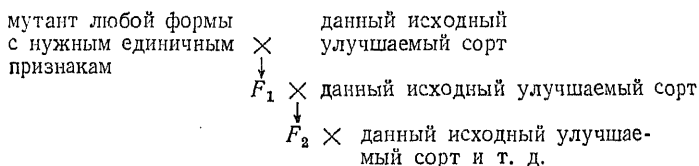
ротинни) и другим заболеваниям. Создание иммунных сортов — одна из главных задач селекции, и в ее успешном решении большую роль должны сыграть методы радиационного и химического мутагенеза.

С помощью ионизирующих излучений и химических мутагенов можно ликвидировать отдельные недостатки у сортов сельскохозяйственных культур и создавать формы с хозяйственно-полезными признаками: неполегающие, морозостойкие, холодостойкие, скороспелые, с повышенным содержанием белка и клейковины.

Возможны два основных пути селекционного применения искусственных мутаций: 1) прямое использование мутаций, полученных у самых лучших районированных сортов; 2) использование мутаций в процессе гибридизации.

В первом случае ставится задача улучшения существующих сортов по некоторым хозяйственно-биологическим признакам, исправления у них отдельных недостатков. Этот метод считается перспективным в селекции на устойчивость к заболеваниям. Предполагается, что у любого ценного сорта можно быстро получить мутации устойчивости и сохранить нетронутыми при этом другие его хозяйственно-биологические признаки. Это дало бы возможность селекционерам быстро реагировать на расообразование паразитов.

Метод прямого использования мутаций рассчитан на быстрое создание исходного материала с нужными признаками и свойствами. Однако прямое и быстрое использование мутаций при тех высоких требованиях, которые предъявляются к современным селекционным сортам, далеко не всегда дает положительные результаты. Полученный вследствие мутагенеза исходный материал должен, как правило, пройти через гибридизацию. Это второй путь использования искусственных мутаций. Мутации могут изменять фенотипическое выражение в зависимости от того, в какой генотип они включаются. Особенно это относится к малым физиологическим мутациям. Поэтому скрещивание качественно меняет влияние отдельных мутаций на развитие многих признаков и свойств. Широко применяются сочетание индуцированного мутагенеза с гибридизацией; обработка мутагенами гибридных семян  $F_0$ ,  $F_1$  и старших поколений; скрещивание мутантных форм между собой и с лучшими районированными сортами; беккроссовая гибридизация, которая проводится по схеме:



Экспериментальный мутагенез используется также совместно с отдаленной гибридизацией. Путем искусственных мутаций в ряде случаев удается преодолевать нескрещиваемость разных дале-

ких видов растений, а также производить пересадку путем транслокации отдельных локусов хромосом диких видов в хромосомный комплекс культурных растений. Так, Э. Сирсу (США) удалось перенести от эгилопса очень небольшой кусочек хромосомы, контролирующей устойчивость к ржавчине, в геном пшеницы. Была получена нормально плодовитая форма, ничем не отличающаяся от пшеницы, но обладающая благодаря полученной транслокации устойчивостью к ржавчине. Аналогичным путем Ф. Эллиот перенес от пырея в геном пшеницы локусы устойчивости к стеблевой ржавчине и головне.

Исключительный интерес представляет эксперимент Г. Штуббе по улучшению дикого мелкоплодного томата в процессе мутагенеза. Путем многократного пятиступенчатого облучения лучами Рентгена и отбора он довел крупность плодов у этой формы до размеров, близких современным культурным сортам.

Многочисленные опыты показали, что частота и характер возникающих мутаций в равной степени зависят как от вида применяемых мутагенов, так и от наследственности исходного сорта.

Выбор исходного сорта для получения мутаций так же важен, как подбор родительских пар при гибридизации. Для получения нужных мутаций необходимо учитывать возможности сортов давать те или иные мутации и частоту их возникновения. Выявлено, что чем ближе сорта по происхождению и генотипу, тем они более сходны в частоте и характере возникающих мутаций, и, наоборот, чем генетически сорта менее родственны, тем более они различаются по мутационной изменчивости. Таким образом, закономерноности искусственного мутагенеза у различных сортов подчиняются закону гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Для получения хозяйственно-ценных мутаций наиболее широко применяют гамма-лучи, лучи Рентгена и нейтроны, а из химических мутагенов — алкилирующие соединения (этиленимин, N-нитрозоалкилмочевина, этилметансульфонат, 1,4-бисдиазоацетилбутан и др.).

Концентрация химических мутагенов и доза ионизирующих излучений не должны быть очень высокими. Гамма-лучи и лучи Рентгена для обработки семян применяют в дозах от 5 до 10 кР; облучение быстрыми нейтронами проводят при дозах от 100 до 1000 рад. Если облучают пыльцу, дозу уменьшают в 1,5—2 раза.

Химические мутагены обычно применяют в водных растворах 0,05—0,2%-ной концентрации при продолжительности намачивания семян 12—24 ч. При этом обеспечивается лучшее выживание растений и сохранение среди них мутаций с хозяйственно-полезными признаками. Нельзя допускать большого разрыва во времени между обработкой семян и их высевом, так как в противном случае может снизиться всхожесть и возрасти повреждающий эффект. Чтобы снизить повреждающее действие мутагенов, рекомендуется промывать семена после обработки в проточной воде.

Различные поколения растений, полученных из семян от воздействия мутагенами, обозначают буквой *M* и соответствующими

цифрами: растения, выросшие непосредственно из семян, обработанных мутагенами, называются первым поколением ( $M_1$ ); потомство растений  $M_1$  — второе поколение ( $M_2$ ). Каждое последующее поколение обозначают  $M_3$ ,  $M_4$  и т. д.

Для получения хозяйственно-полезных мутаций у какого-либо сорта рекомендуется подвергать мутагенному воздействию от 2 до 4 тыс. семян. Отбор мутаций чаще всего проводят в  $M_2$ . Но так как в  $M_2$  выявляются не все мутации, его повторяют в  $M_3$ . Иногда начинают отбор и в  $M_1$ . В этом случае отбирают доминантные мутации, а также высокопродуктивные растения для последующего отбора в их потомстве генных мутаций, не связанных с хромосомными перестройками.

Первое поколение мутантов выращивают при оптимальных условиях питания и увлажнения. Растения  $M_1$  обмолачивают отдельно или совместно. При отдельном обмолаоте во втором поколении высевают индивидуальные потомства (семьи) отдельных растений, что облегчает выделение мутаций с хозяйственно-полезными признаками.

Во втором поколении отбирают мутанты с хорошо выраженными хозяйственно-ценными признаками и растения для получения малых мутаций в следующем поколении. В дальнейшем ценные мутации подвергаются отбору или используются в скрещиваниях между собой либо с сортами. Установлено, что в определенных условиях внешней среды у мутантов возможны изменения разных признаков в различных направлениях. Поэтому в качестве эффективного селекционного приема рекомендуется экологическое испытание мутантов.

К настоящему времени в мире создано более 300 мутантных сортов сельскохозяйственных растений. Некоторые из них имеют существенные преимущества по сравнению с исходными сортами. Ценные мутантные формы пшеницы, кукурузы, сои и других полевых и овощных культур получены в последние годы в научно-исследовательских учреждениях нашей страны. Районированы мутантные сорта яровой пшеницы Новосибирская 67, ячменя Минский, сои Универсал, люпина Киевский скороспелый и Киевский мутант, овса на корм Зеленый, фасоли Санарис 75 и др.

Во Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных культур имени В. С. Пустовойта (ВНИИМК) впервые в мировой селекции методом химического мутагенеза создан сорт подсолнечника Первенец (оливковый мутант), в масле которого содержится до 78% олеиновой кислоты. По качеству оно не уступает маслу, получаемому из плодов субтропического вечнозеленого оливкового дерева. Многие мутантные сорта в настоящее время изучают в производственных условиях и испытывают на сортоучастках Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур.

Особое внимание селекционеров привлекает использование мутаций карликовости. С этой проблемой во многих странах связано осуществление селекционных программ по созданию коротко-



Рис. 88. Влияние рецессивных генов карликовости на снижение высоты стебля у пшеницы:

1 — исходный сорт; 2, 3 и 4 — сорта с одним, двумя и тремя генами карликовости.

стебельных сортов зерновых культур интенсивного типа, способных при орошении и внесении высоких доз минеральных удобрений давать урожай зерна 100 ц с 1 га и выше. Одним из наиболее ценных доноров короткостебельности у пшеницы оказался старый японский озимый сорт Norin 10, обладающий тремя парами спонтанно возникших рецессивных генов карликовости  $dw$  (от англ. dwarf — карлик) с неравнозначным эффектом ( $dw_1 > dw_2 > dw_3$ ).

На рисунке 88 представлены сорта пшеницы с различным числом рецессивных генов карликовости по сравнению с исходным длинностебельным сортом. Если обычный сорт имеет высоту стебля более 150 см, у поликарликовых сортов с одним геном карликовости высота стебля составляет 100—110 см, у сортов с двумя и тремя генами карликовости — соответственно 70—90 и 45—50 см.

Развернувшаяся в 1943 г. в Мексиканском Международном центре по улучшению пшеницы и кукурузы (СИММИТ) под руководством Н. Борлауга работа по созданию короткостебельных сортов пшеницы с использованием генов Norin 10 оказалась исключительно эффективной. В короткий срок были созданы сорта мексиканской пшеницы интенсивного типа, возделывание которых с использованием специальной технологии позволило повысить

среднюю урожайность пшеницы в Мексике в 4 раза, а валовую продукцию зерна в 7 раз. Мексиканские карликовые сорта пшеницы широко распространены в Индии, на Ближнем Востоке и в Северной Африке, где их высевают на площади свыше 12 млн. га.

Увеличение в этих странах производства зерна пшеницы, а также риса на основе возделывания короткостебельных высокоурожайных сортов послужило основанием для утверждения о начавшейся здесь «зеленой революции».

Во многих странах вовлечение в гибридизацию мексиканских карликовых пшениц позволило создать приспособленные к местным условиям короткостебельные сорта интенсивного типа.

Наряду с рецессивными генами карликовости сорта *Nogin 10* в селекции сортов интенсивного типа используют доминантные гены, носителями которых являются тибетская пшеница *Tom Pouse* (Том Пус)

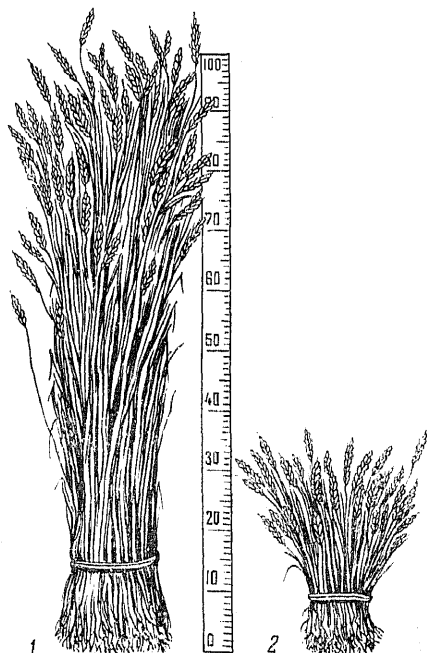


Рис. 89. Яровая пшеница сорта Краснозерная (1) и сорт *Olsen Dwarf* (2), имеющий три доминантных гена карликовости.

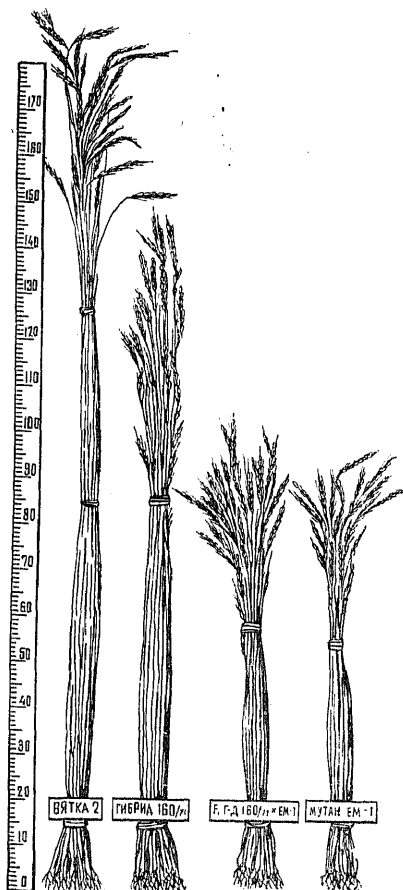


Рис. 90. Снижение высоты стебля у озимой ржи при использовании в гибридизации мутанта ЕМ-1:

*слева* — наиболее распространенный в СССР длинностебельный сорт Вятка; *в середине* — гибриды от скрещивания сорта Вятка с мутантом ЕМ-1; *справа* — мутант ЕМ-1, обладающий доминантным геном короткостебельности.



Рис. 91. Сортоиспытание ярового ячменя:  
слева — сорт Московский 121; справа — полученный из него мутантный сорт  
Факел.

и родезийский сорт Olsen Dwarfs. Эти гены снижают высоту стебля у пшеницы еще сильнее, чем рецессивные (рис. 89). Используя их, можно создать ультранизкорослые трехгенные карликовые (Triple Dwarfs) сорта с высотой стебля 30—35 см. На основе этих сортов предполагается поднять урожайный потенциал пшеницы в условиях очень интенсивной культуры земледелия до 150 ц с 1 га и выше. В Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства путем химического мутагенеза получены карликовые мутанты сортов озимой пшеницы Безостая 1 и Мироновская 808. Карликовые мутанты Безостой 1 имеют хорошие качества зерна и более высокую зимостойкость, они используются в гибридизации. Таким путем создан один из наиболее урожайных сортов интенсивного типа Полукарликовая 49. Для создания высокопродуктивных сортов озимой ржи используется естественный мутант ЕМ-1, несущий доминантный ген короткостебельности (рис. 90).

Использование карликовых мутантов риса дало возможность создать сорта, устойчивые к полеганию, отзывчивые на высокие дозы минеральных удобрений, а также отличающиеся благодаря нейтральной фотопериодической реакции высокой пластичностью.

Широко используется экспериментальный мутагенез в селекции ячменя. Ценные мутантные сорта ячменя получены в Австрии,

ФРГ, ГДР, США, Чехословакии, Швеции. В Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны путем химического мутагенеза из сорта ярового ячменя Московский 121 создан очень высокопродуктивный и устойчивый к полеганию мутантный сорт Факел (рис. 91). В Кавказском селекционном центре получен гигантский широколистный толстостебельный мутант овса и на его основе создан сорт Зеленый, дающий очень высокий урожай кормовой массы при использовании в зеленом конвейере (рис. 92). На Филиппинах созданы мутантные сорта риса, превосходящие по урожайности районированные в 2—3 раза, там же получен редкий тип мутантного карлика (*mini dwarf*) высотой 20—25 см, дающий 200—250 побе-



Рис. 92. Гигантский мутант овса, полученный из сорта Краснодарский 73, слева — исходный сорт.

гов кущения, имеющий узкие листья и тонкое зерно. В Финляндии с использованием гамма-облучения семян ржи сорта Вятка получены короткостебельные формы, не уступающие ей по зимостойкости. В Институте генетики АН Таджикской ССР путем обработки ДМС семян хлопчатника сорта Ташкент 1 получен карликовый мутант, имеющий в 2 раза меньшую высоту, более крупные корбочки и созревающий на 15 дней раньше исходного сорта.

Мутагенез используют для получения карликовых гибридов кукурузы. У таких гибридов предполагается повысить урожайность и ускорить созревание за счет снижения затрат питательных веществ и воды на рост стебля. Кроме того, карликовые гибриды кукурузы можно будет выращивать при значительно большей густоте стояния растений, а также использовать их в повторных посевах.

Велико значение биохимических мутаций. У кукурузы спонтанные мутации белкового комплекса ораце-2 (тусклый-2) и floury-2 (мучнистый-2) послужили основой для работы по созданию гибридов с высоким содержанием незаменимых аминокислот. Рецессивный ген  $o_2$  увеличивает содержание лизина в различных генотипах в 1,5—2 раза. Полудоминантный ген  $fl_2$  обладает такой способностью в меньшей степени, но под его контролем значительно повышается содержание метионина. При этом сокращается количество зеина и увеличивается содержание других белков, имеющих больше указанных аминокислот. В нашей стране созданы пер-

вые высоколизиновые гибриды кукурузы Краснодарский 82ВЛ и Краснодарский 303ВЛ: в их белке содержится примерно в 1,5 раза больше лизина, чем у обычных гибридов. Животные на откорме зерном высоколизиновых гибридов кукурузы значительно повышают привесы, а затраты кормов намного ниже, чем при использовании рационов с обычной кукурузой.

В Индии М. Сваминатан воздействовал гамма-излучением на высокоурожайный устойчивый к полеганию сорт пшеницы Сонора 64, обладающий двумя генами карликовости. Из полученных мутантов была выделена форма с янтарным зерном, давшая начало знаменитому индийскому сорту Шарботи Сонора. В зерне этого сорта по сравнению с исходным содержится на 2,5% больше белка (16,5% вместо 14%), а в белке — в полтора раза больше лизина.

**Использование радиации и химических мутагенов в селекции микроорганизмов.** Под действием радиационных и химических мутагенов в клетках микроорганизмов происходят изменения молекулярных структур ДНК, на основе которых изменяется ход биохимических процессов. Этим путем можно получать радиационные и химические штаммы микроорганизмов, обладающие «сверхсинтезом» определенного нужного вещества. Наиболее эффективны в качестве мутагенов в селекции микроорганизмов ультрафиолетовые лучи и лучи Рентгена, а из химических соединений — этиленмин.

В нашей стране благодаря применению этих новых методов созданы высокопродуктивные формы пенициллиума, актиномицетов, дрожжей и других низших грибов и бактерий. Исходный штамм гриба *Penicillium*, когда с ним в 1942 г. начиналась работа, имел активность 100 единиц, а полученные на его основе новые радиационные штаммы обладают активностью в 10 000 единиц, т. е. в 100 раз большей. В отличие от исходного штамма у них нет золотисто-желтого пигмента, который раньше очень затруднял очистку пенициллина. Не менее результативным радиационный и химический мутагенез оказался при производстве биомитина, стрептомицина и других антибиотиков. Продуктивность микроорганизмов, вырабатывающих главнейшие антибиотики (пенициллин, биомитин, тетрацилин, эритромицин др.), в среднем возросла в 8—10 раз.

Получены также мутантные формы микроорганизмов, обладающие свойствами «сверхсинтеза» некоторых незаменимых аминокислот и витаминов. Так, один из мутантных штаммов бактерий выделяет в 500 раз больше лизина по сравнению с обычными исходными штаммами.

На основе использования радиационного и химического мутагенеза в Советском Союзе и ряде других стран создано крупное современное промышленное производство продуцентов антибиотиков, аминокислот и витаминов. В связи с массовым производством и снижением стоимости этих продуктов микробиологического синтеза открылись широкие возможности их использования в ветеринарии для лечения животных и в зоотехнии для повышения привесов при откорме крупного рогатого скота, свиней и птицы.

## **ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ПРИ ПРИВИВКЕ ХИМЕРЫ**

Прививки — один из способов вызывания изменчивости растений. При прививке происходит сращивание тканей разных растений — *подвоя и привоя*. Привой в результате прививки лишается собственной корневой системы и развивается на корнях подвоя.

Технически прививки в большинстве случаев выполняются довольно легко: методами сближения, в расщеп, окулировкой, пересадкой зародыша (у злаков) и т. д. Прививку можно проводить



между растениями одного и того же вида, а также между растениями, принадлежащими к разным видам и родам.

В работах И. В. Мичурина было показано, что под влиянием прививки может изменяться индивидуальное развитие организма, характер формирования у него отдельных признаков и свойств, и эти изменения могут сохраняться в поколениях при вегетативном размножении. Однако передача этих взаимовлияний потомству семенами исключена, так как изменения, возникающие при взаимном влиянии подвоя и привоя, носят ненаследственный, фенотипический характер.

Многочисленные попытки получения вегетативных гибридов оказались безуспешными. Адекватного (соответственного) взаимовлияния компонентов прививки и передачи каких-либо признаков от подвоя привою или наоборот не происходит. Поэтому ни одного вегетативного гибрида путем прививок никому до сих пор получить не удалось. Объясняется это тем, что в природе отсутствует биологический механизм, который обеспечивал бы передачу наследственной информации от подвоя привою или наоборот.

При обычной гибридизации от одного организма другому также не передается никаких зачатков или зародышей признаков, ни тем более самих признаков. Но при этом в результате слияния половых клеток новому, возникающему из зиготы организму передаются воспроизводящие наследственные структуры, на основе которых у него могут развиваться признаки материнской и отцовской форм в различных их сочетаниях.

Под влиянием прививок, особенно межвидовых и межродовых, изменяются обменные процессы в клетках, в результате чего возможно нарушение нормального хода мейоза и возникновение различных типов мутаций.

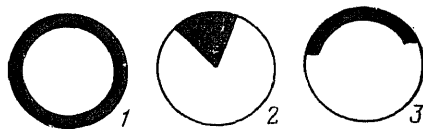
Вегетативные мутации могут происходить в конусе роста растения. При этом часть ткани, развивающаяся из слоя, в котором образовалась мутантная клетка, станет также мутантной, и на растении будет развиваться побег, содержащий клетки с разными генотипами. Такие побеги или растения, одновременно несущие неизмененные и мутационно измененные ткани, называются химерами.

Химеры могут возникать не только как мутации, но и в результате прививки, и тогда такое растение будет состоять из тканей, принадлежащих разным организмам. Их называют *прививочными химерами*.

Различают три типа химер (рис. 93):

1) периклиналильные, у которых внутренние ткани окружены одним или несколькими слоями клеток, имеющих другой генотип;

Рис. 93. Основные типы химер:  
1 — периклиналильная; 2 — секторная; 3 — мериклиналильная. Черным показаны ткани одного компонента, белым — другого.



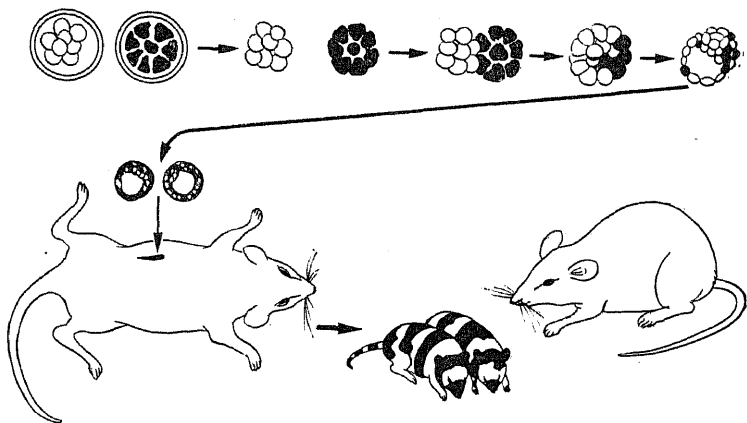


Рис. 94. Получение химерных мышей (по Б. Минтцу).

2) секториальные, содержащие мутантную ткань или ткань другого растения в виде полного сектора от эпидермиса до сердцевины;

3) мериклиналильные, имеющие отдельные слои мутантной ткани только в одном секторе.

Одна из наиболее известных прививочных химер — раkitник Адама (*Cytisus adami*). Ее обнаружил в 1825 г. садовод Адам под Парижем в результате прививки глазков раkitника красного (*Cytisus purpureus*) на раkitник обыкновенный (*Laburnum vulgare*). Из одного привитого глазка образовалась ветвь, совмещавшая в себе признаки обоих видов. В частности, развивающиеся на ней цветки имели грязновато-красную окраску, промежуточную между желтой окраской цветков раkitника обыкновенного и красной — раkitника красного. Клоны, полученные из этой ветви, вегетативным путем были размножены и распространились в ботанических садах Западной Европы под названием раkitник Адама.

Это растение представляет собой обыкновенную периклиналильную химеру, у которой клетки эпидермиса принадлежат раkitнику красному, а клетки паренхимы — раkitнику обыкновенному. Несмотря на то, что ткани указанных двух видов в течение десятилетий были объединены в одной особи, когда почка развивалась из пробившегося внутреннего слоя или когда боковой побег происходил из наружного слоя, образовывались в чистом виде ветви или красного, или обыкновенного раkitника. В тех редких случаях, когда раkitник Адама давал семена, из них вырастали типичные растения раkitника обыкновенного. Никаких следов раkitника красного в семенном поколении не обнаруживалось. Этот и все другие известные случаи размножения химер семенами показывают, что химерность при половом размножении никогда не наследуется.

Интересная работа по изучению химер у картофеля была проведена Т. В. Асеевой. Она установила, что очень многие старые сорта у этой культуры представляют собой химерные растения. Клубни у таких сортов состоят из слоев клеток с разными генотипами, которые возникают в результате накопления естественных мутаций. Вегетативные мутации, в результате которых образуются химеры картофеля, чаще всего затрагивают наружный слой конуса роста, из которого развивается эпидермис. Поэтому установить химерную природу таких сортов нетрудно. Для этого перед посадкой у клубня удаляют все глазки, и новые почки у него закладываются в более глубоких немутантных тканях второго слоя конуса роста. Из них вырастают растения, клетки которых не затронуты мутационным изменением.

Среди гомозиготных линий чечевицы была выделена спонтанная химерная мутация. На разных ветвях этого растения образовывались черные и рыжевато-коричневые семена, изменения касались также окраски цветков, размера листьев и длины вегетационного периода.

В последнее время удалось получить искусственным путем химерные организмы у животных. Для этого два зародыша мышей, имевших черную и белую окраску шерсти, освобождали от оболочек и культивировали вместе *in vitro*. После слияния зародышей их помещали в матку приемной матери. Развившиеся из таких зародышей мышата были химерными (рис. 94).

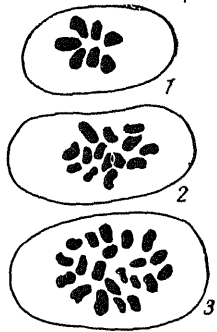
## ПОЛИПЛОИДИЯ И ДРУГИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛА ХРОСОМ

Наследственная изменчивость, связанная с кратным основному увеличением числа хромосом, обычно называется полиплоидией — (от греч. *poly* — много и *ploos* — складывать). В широком смысле слова под полиплоидией понимается изменчивость числа хромосом вообще. История полиплоидии начинается с открытия, сделанного московским профессором И. И. Герасимовым, который в 1890 г., воздействуя на водоросль спирогиру низкой температурой и некоторыми наркотиками, обнаружил, что у нее задерживается деление клеток. При этом увеличивались размеры самих клеток, ядер и появлялись некоторые другие особенности. Позднее было установлено, что такие изменения клеток растений связаны с увеличением числа хромосом. Это явление по предложению Г. Винклера (в 1916 г.) стали называть полиплоидией. Оказалось, что полиплоидия очень широко распространена в природе. Цитологическими исследованиями установлено, что более половины видов покрытосеменных растений — полиплоиды. У злаков эта величина составляет около 70%. У многих родов растений различные виды образуют правильные естественные полиплоидные ряды:

пасленовые (*Solanum*) 12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144  
 щавель (*Rumex*) 20, 40, 60, 80, 100, 120, 200  
 пырей (*Agropyrum*) 14, 28, 42, 56, 70  
 овсяница (*Festuca*) 14, 28, 42, 56, 70  
 роза (*Rosa*) 14, 21, 28, 35, 42, 56  
 овес (*Avena*) 14, 28, 42  
 пшеница (*Triticum*) 14, 28, 42  
 свекла (*Beta*) 18, 36, 54  
 малина (*Rubus*) 14, 21, 28  
 костер (*Bromus*) 14, 28, 42, 56, 70  
 слива (*Prunus*) 16, 32, 48  
 земляника (*Fragaria*) 14, 28, 42, 56

Исходным набором хромосом любого полиплоидного ряда является гаплоидное их число, иначе называемое *основным числом* и обозначаемое символом *x*. Таким образом, основное число — это гаплоидное число хромосом, кратное увеличение которого образует данный полиплоидный ряд. Например, в полиплоидном ряду рода *Solanum* основное число хромосом 6, у *Rumex* — 10 и т. д. Совокупность генов гаплоидного набора хромосом называется *геномом*.

Рис. 95. Полиплоидный ряд пшеницы (хромосомные комплексы в метафазе мейоза):  
 1 — *Triticum monocossum* ( $n=7$ ); 2 — *T. dicossum* ( $n=14$ ); 3 —  
*T. aestivum* ( $n=21$ ).



В качестве примера рассмотрим виды земляники, образующие полиплоидный ряд этого рода. В соматических клетках земляники лесной (*Fragaria vesca*) имеется 14 хромосом; у земляники восточной (*F. orientalis*) — 28; у клубники (*F. elatior*) — 42, у земляники крупноплодной (*F. ananassa*) — 56 хромосом.

Полиплоидия играет очень большую роль в эволюции растений, она возникла в природе как естественное следствие полового процесса. Диплоидное состояние можно рассматривать как первый шаг в развитии полиплоидии, а первую зиготу, образовавшуюся в результате оплодотворения, — как первую полиплоидную форму.

Среди культурных растений также очень много естественных полиплоидов: пшеница, картофель, овес, сахарный тростник, хлопчатник, табак, земляника, слива, вишня, яблоня, груша, лимон и многие другие растения. Если считать, что культурное земледелие началось 9—10 тыс. лет назад, то полиплоидные формы человек использует в течение 7—8 тысячелетий. По образному выражению П. М. Жуковского, человек питается преимущественно продуктами полиплоидии.

Цитологическое изучение многих наиболее широко распространенных культурных растений показало, что они принадлежат к высокополиплоидным видам.

Например, полиплоидный ряд пшеницы представлен 14-, 28- и 42-хромосомными видами (рис. 95). Из них наиболее распространены два последних вида и особенно 42-хромосомный вид пшеница мягкая *Triticum aestivum* ( $2n=42$ ). Он обладает комплексом ценных хозяйственно-биологических признаков, представлен яровыми и озимыми формами, причем высокозимостойкие сорта имеются только у этого вида. Около  $9/10$  посевных площадей пшеницы в мировом земледелии занято сортами мягкой пшеницы, 28-хромосомные пшеницы распространены значительно меньше, а 14-хромосомные однозернянки в настоящее время почти не возделываются.

Лучшие сорта овса относятся к виду *Avena sativa* ( $2n=42$ ), также имеющему среди видов рода *Avena* наибольшее число хромосом. Дикие виды риса имеют 12 хромосом, в то время как культурный рис *Oriza sativa* — полиплоид ( $2n=24$ ). У хлопчатника наиболее ценные тонковолокнистые сорта, на которых базируется все современное мировое хлопководство, относятся к 52-хромосомным видам *Gossypium hirsutum* и *Gossypium barbadense*, в то время как сорта 26-хромосомных видов *G. herbaceum* и *G. arboreum* имеют значительно более короткое и толстое волокно и возделываются на небольшой площади.

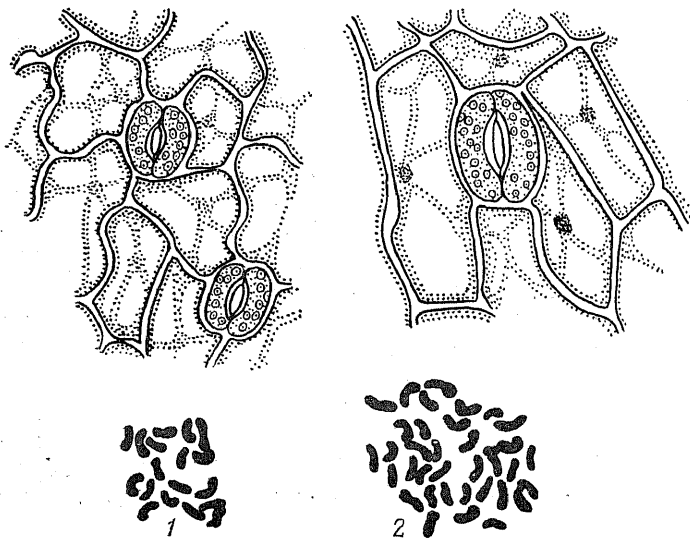


Рис. 96. Размеры ядер и количество хлоропластов в замыкающих клетках диплоидных и полиплоидных растений сахарной свеклы:

1 — диплоидного; 2 — тетраплоидного.

Лучшие культурные сорта малины также полиплоиды. Процесс вытеснения обычных диплоидных видов полиплоидными формами и видами хорошо прослеживается в декоративном цветоводстве. Длительный, на протяжении многих столетий отбор крупноцветковых форм ирисов, хризантем, тюльпанов, орхидей, гладиолусов и других растений привел к созданию современных прекрасных полиплоидных форм.

Но известны и такие случаи, когда культурные виды имеют меньшее, чем у диких видов, или равное с ними число хромосом. Например, у культурного ячменя *Hordeum vulgare* 14 хромосом, а у диких видов — 14, 28 и 42 хромосомы. Есть роды, у которых все виды имеют одинаковое число хромосом: рожь *Secale cereale* ( $2n=14$ ), горох *Pisum sativum* ( $2n=14$ ), фасоль *Phaseolus vulgaris* ( $2n=22$ ) и др.

Очевидно, эволюция этих родов проходила без изменения числа хромосом, на основе структурных перестроек хромосом одних и тех же геномов. Встречаются роды растений, например вика, с несколькими полиплоидными рядами, а также роды, у которых кратность хромосомных наборов нарушена промежуточными числами например у скерды (*Speris*) и некоторых других.

Полиплоидия вызывает глубокие и разносторонние изменения природы растений. Общая закономерность наследственной изменчивости, вызываемой полиплоидией, заключается в увеличении размеров ядер и клеток, а также устьиц и числа хлоропластов в

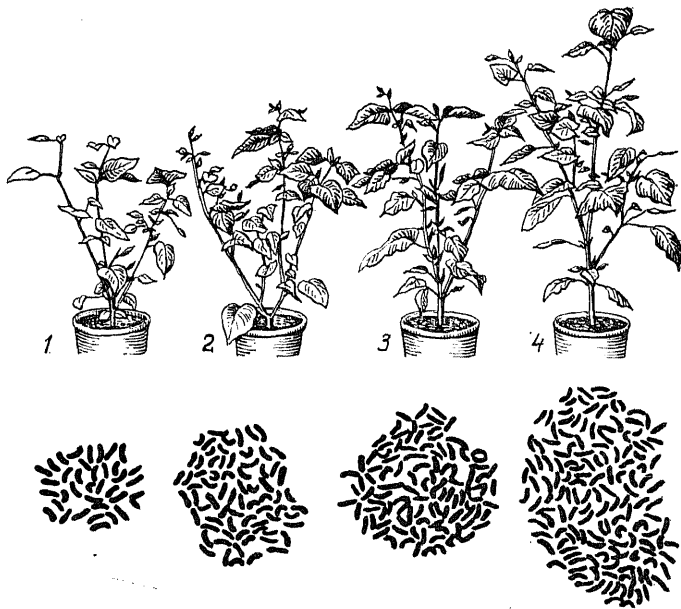


Рис. 97. Повышение мощности растений паслена черного (*Solanum nigrum*) при кратном увеличении числа хромосом:

1 — гаплоид; 2 — диплоид; 3 — триплоид; 4 — тетраплоид.

их замыкающих клетках (рис. 96), увеличении размера пыльцевых зерен и некоторых органов растений: листьев, цветков, плодов и семян, а также вегетативной массы и общей мощности растений (рис. 97).

Одно из первых тетраплоидных растений энотеры *Oenothera gigas*, обнаруженное Г. Де-Фризом в его саду в Амстердаме, отличалось гигантскими размерами. Долгое время считалось, что это явление свойственно вообще всем полиплоидам. Полиплоиды, действительно, как правило, более крупные и мощно развитые, но среди них есть формы, не отличающиеся по этим признакам от диплоидов и даже уступающие им. Основываясь на большом количестве экспериментальных данных, можно утверждать, что для каждого рода или семейства растений существует свой оптимальный уровень пloidности, обеспечивающий наиболее благоприятное протекание всех биохимических и физиологических процессов, лежащих в основе жизнедеятельности организма. Например, для хвойных растений наиболее благоприятно диплоидное состояние; для пшеницы — тетраплоидное и гексаплоидное; для сахарной свеклы оптимальным уровнем оказался триплоидный, тетраплоиды у этой культуры менее продуктивны, чем триплоиды, а гекса- и октаплоиды имеют очень низкую жизнеспособность.

Отрицательный эффект полиплоидии обычно выражается в понижении семенной продуктивности и удлинении вегетационного

периода. Многие полиплоидные формы растений более позднеспелые по сравнению с диплоидными, от которых они произошли. Это объясняется замедленным делением клеток, снижением типов обмена веществ в более крупных клетках, уменьшением содержания ростовых веществ. У некоторых растений полиплоидия вызывает специфические изменения. Так, тетраплоидный кок-сагыз имеет повышенное содержание каучука, а некоторые полиплоидные эфирноносные растения содержат больший процент эфирных масел; тетраплоидные томаты содержат в 2 раза больше аскорбиновой кислоты, чем диплоиды; у тетраплоидных форм табака в листьях больше никотина, чем у диплоидных. Полиплоидные сорта сахарной свеклы отличаются более высокой сахаристостью, меньше содержат вредного азота и золы. Полиплоидные формы цитрусовых растений в ряде случаев отличаются повышенным содержанием сахара и кислот.

Многие природные полиплоидные виды обладают групповой устойчивостью к заболеваниям. Например, топинамбур *Helianthus tuberosus* ( $2n=102$ ) иммунен почти ко всем наиболее опасным заболеваниям подсолнечника — склеротинии, ржавчине, ложной мучнистой росе и другим, в то время как обычные сорта *H. annuus* ( $2n=34$ ) сильно поражаются этими болезнями. Некоторые высокополиплоидные дикие виды картофеля обладают морозостойкостью, устойчивостью к грибным и вирусным заболеваниям, поэтому их используют для гибридизации с сортами культурного картофеля.

Большой интерес представляют данные по изучению географических закономерностей распространения полиплоидных видов. Для многих родов растений установлена приуроченность полиплоидных видов к крайним северным и экваториальным широтам, а также к высокогорным местообитаниям. Так, из числа цитологически изученных видов высших растений, произрастающих в Арктике, 72% оказались полиплоидами. Еще более богата полиплоидными видами высокогорная флора Памира, здесь их число достигает 86%. Среди растительности Алтая насчитывается 65% полиплоидных видов. Образование полиплоидных форм в этих районах, очевидно, связано с резкой сменой дневных и ночных температур, сухим воздухом и сильными морозами.

Благодаря большей изменчивости и приспособленности к крайним почвенным и климатическим условиям существования полиплоидные виды в ходе естественного отбора в определенных районах имели преимущества перед обычными диплоидными видами. Более высокая жизнестойкость полиплоидов может быть связана с уменьшением в таких генетических системах возможности перехода летальных и вредных мутаций в гомозиготное состояние.

Обладая большой экологической пластичностью, полиплоидные виды оказываются способными распространяться в более суровых местообитаниях, чем диплоидные виды, нередко по краям ареала своего рода. Следовательно, полиплоидия — важный фактор формо- и видообразования, так как полиплоиды представляют новый исходный материал для отбора, обладающий большими возмож-



ностями наследственной изменчивости. Полиплоидия приобрела большое эволюционное значение и в связи с апомиксисом, так как при этом способе размножения завязывание семян гарантировалось при любых, даже самых неблагоприятных условиях опыления.

## ТИПЫ ПОЛИПЛОИДИИ И КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЛИПЛОИДОВ

Различают два типа возникновения полиплоидии: *митотический* и *мейотический*. Первый связан с нарушениями митоза в соматических клетках, второй — с нарушением мейоза — процесса образования микро- и макроспор (рис. 98).

В процессе эволюции и при экспериментальных воздействиях полиплоидные формы возникают преимущественно в результате нарушений митоза. Так как вероятность образования и слияния при оплодотворении нередуцированных гамет очень невелика, мейотическая полиплоидия происходит реже.

Естественные и экспериментально возникающие полиплоиды делятся на три основные группы: автополиплоиды (от греч. *autos* — сам и полиплоидия), аллополиплоиды (от греч. *allos* — другой и полиплоидия) и анеуплоиды (от греч. *a* — отрицательная частица, *eu* — настоящий и полиплоидия) (см. схему на стр. 252).

Особую группу хромосомных изменений составляют организмы, имеющие в соматических клетках не увеличенное, а уменьшенное в 2 раза по сравнению с диплоидным число хромосом. Это так называемые *гаплоиды*. Они делятся на *моногаплоиды* и *полигаплоиды*. Первые получаются из диплоидных, а вторые из полиплоидных форм. Гаплоиды иногда встречаются в естественных условиях, а также могут быть получены искусственным путем.

**Автополиплоиды** — организмы, получающиеся в результате кратного увеличения гаплоидного набора хромосом одного и того же вида. Он может быть четным и нечетным. Следовательно, автополиплоиды могут быть сбалансированным и с несбалансированным числом геномов. При увеличении гаплоидного набора в 4 раза (или удвоения диплоидного набора) получаются *тетраплоиды*, при увеличении в 6 раз — *гексаплоиды*, в 8 раз — *октаплоиды*. Если гаплоидное число увеличивается в 3 раза, образуются *триплоиды*, при увеличении гаплоидного числа в 5 раз — *пентаплоиды* и т. д.

Перевод растений на полиплоидный уровень сильно усложняет механизм наследования, так как увеличивается количество хромосом и генов, контролирующих различные признаки, и во многом по-иному проявляется их взаимодействие. Так, у тетраплоидов по сравнению с диплоидами при расщеплении в  $F_2$  наблюдается иное соотношение доминантных и рецессивных форм. Диплоид, гетерозиготный по одной паре аллелей  $Aa$ , в  $F_1$  образует два типа гамет —  $A$  и  $a$  и соответственно этому в  $F_2$  при полном доминировании дает расщепление по фенотипу в отношении 3 : 1.

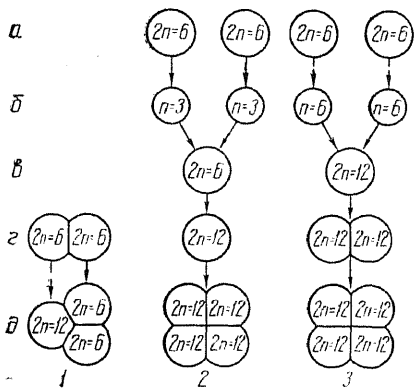


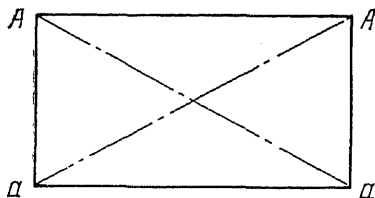
Рис. 98. Схема митотической (1 и 2) и мейотической (3) полиплоидии:

1 — образование миксомиплоидных тканей путем полиплоидизации соматических клеток; 2 — образование полиплоида путем полиплоидизации зиготы; 3 — образование тетраплоида путем слияния двух нередуцированных гамет (3б); а — материнские клетки; б — гаметы; в — оплодотворенная зигота; г, д — соматические клетки.

Тетраплоид, гетерозиготный по тому же аллелю  $AAaa$ , при правильном расхождении хромосом в мейозе образует три типа гамет в отношении  $1AA : 4Aa : 1aa$ . Если в одну гамету отойдут

хромосомы с двумя доминантными генами  $AA$ , то другая получит хромосомы с двумя рецессивными генами  $aa$ ; кроме того, каждая из хромосом с доминантным геном  $A$  может отойти в паре с каждой из хромосом, несущих один из рецессивных генов  $a$ , и это дает четыре одинаковые комбинации  $Aa$ .

Образование возможных комбинаций хромосом, несущих гены  $A$  и  $a$  у тетраплоида  $AAaa$ , можно представить в виде следующей графической схемы:



Каждая линия этого квадрата с двумя диагоналями дает то или иное возможное сочетание букв  $A$  и  $a$ : линии  $AA$  и  $aa$  — по одной, линий  $Aa$  — четыре. Для выяснения характера расщепления тетраплоидного гибрида  $AAaa$  в  $F_2$  составим решетку Пеннета:

♂	$1AA$	$4Aa$	$1aa$
♀ $1AA$	$1AAAA$	$4AAAa$	$1AAaa$
$4Aa$	$4AAAa$	$16AAaa$	$4Aaaa$
$1aa$	$1AAaa$	$4Aaaa$	$1aaaa$

Таким образом, расщепление в  $F_2$  по фенотипу тетраплоидного гибрида  $AAaa$  идет в отношении 35:1. Те же результаты можно получить и алгебраически:  $(1 AA + 4 Aa + 1 aa)(1 AA + 4 Aa + 1 aa) = 1 AAAA + 8 AAAa + 18 AAaa + 8 Aaaa + 1 aaaa$ .

В результате полного доминирования все особи, имеющие хотя бы один доминантный ген  $A$ , фенотипически будут неразличимы, и, следовательно, расщепление по фенотипу произойдет в отношении 35:1. В опытах А. Блексли и Д. Беллинга при скрещивании тетраплоидных растений дурмана (*Datura stramonium*), имеющих шипы и лишенных шипов, в  $F_2$  из 3501 растения 3383 было с шипами и 118 без них, т. е. отношение очень близко к теоретически ожидаемому 35:1. У этого же вида точно такое же отношение было получено при расщеплении в  $F_2$  гибридов от скрещивания растений, имевших пурпурную и белую окраску цветков.

Расщепление в  $F_2$  по двум парам аллелей у диплоидных форм идет в отношении 9:3:3:1, а автотетраплоидных — 1225:35:35:1. Число классов по генотипу при расщеплении по одной паре аллелей у тетраплоидов равно пяти вместо трех у диплоидов. Формы автополиплоидов, имеющие 1,2,3,4 доминантных аллеля определенного локуса, например  $Aaaa$ ,  $AAaa$ ,  $AAAa$ ,  $AAAA$ , носят соответственно названия в зависимости от степени полиплоидизации *симплекс*, *дуплекс*, *триплекс*, *квадриплекс*, формы же, полностью рецессивные по данному локусу, называются *нуллиплексами*.

У автотетраплоидов во втором и последующих поколениях сохраняется более высокий уровень гетерозиготности, чем у диплоидных форм. Это явление может быть использовано для продления гетерозиса у гибридов в нескольких поколениях при переводе их с диплоидного уровня на тетраплоидный. У кукурузы путем колхицинирования были получены тетраплоидные формы простых межлинейных гибридов, представляющие большой практический интерес. Они проходят всестороннюю проверку и изучение.

Мы рассмотрели расщепление у тетраплоидов при правильном, равном, расхождении хромосом в мейозе. Но наряду с этим у них возможно и неправильное расхождение хромосом. Так как все четыре хромосомы гомологичны, они могут при конъюгации образовывать триваленты, тетраваленты, а также униваленты. *Тетраваленты* — это группы из четырех, а *триваленты* — из трех конъюгирующих между собой хромосом. *Униваленты* представлены одной из хромосом данной четверки.

Наличие у тетраплоидов указанных видоизменений ведет к расхождению хромосом в мейозе в отношении 3:1 и 4:0 и образованию гамет с измененным числом хромосом. При этом по каждой четверке хромосом могут возникнуть гаметы совершенно необычного типа:  $AAa$  и  $a$ ,  $Aaa$  и  $A$ ,  $AAaa$  и  $O$ . В этом случае закон чистоты гамет, установленный Г. Менделем, неприменим: во многие гаметы попадают не один, а оба гена данной аллельной пары. Если тетраплоид имеет 28 хромосом, образующих 7 групп по 4 хромосомы в каждой, то поливаленты и униваленты могут образоваться

в одной или одновременно в нескольких из них. Такие гаметы, содержащие более двух или менее двух гомологичных хромосом в одной или нескольких четверках, оказываются, как правило, маложизнеспособными, а их сочетание приводит в большинстве случаев к образованию нежизнеспособных зигот. Таким образом, нарушения в ходе гаметогенеза у тетраплоидов снижают их плодовитость и не позволяют установить какой-либо четкой закономерности в расщеплении признаков.

Обычно стерильность тетраплоидных форм сильнее выражена у пыльцы, чем у яйцеклеток. У свеклы, например, тетраплоидные растения образуют пыльцевых зерен примерно на 70% меньше, чем диплоидные; пыльца полиплоидов хуже разносится ветром, она содержит меньше аминокислот и каротиноидов, пыльцевые трубки в рыльцах пестиков хуже прорастают. Тетраплоидные формы клевера характеризуются пониженной плодовитостью пыльцы, повышенным количеством аномальных зародышевых мешков и бесплодных семян. Таким образом, одна из отрицательных особенностей искусственно получаемых автополиплоидов — пониженная их плодовитость — объясняется различными аномалиями в микро- и макрогенезе, приводящими к созданию маложизнеспособных гамет с несбалансированным числом хромосом.

При селекционной работе с автотетраплоидами, как и с любыми другими типами полиплоидов, обязательно следует проводить цитологические исследования. В отличие от искусственных естественные автополиплоиды имеют высокую плодовитость. Это связано с тем, что автополиплоиды, возникшие в природе, прошли через длительный отбор, который сохранял те из них, которые были хорошо приспособлены к условиям среды и имели сбалансированный мейоз.

Триплоиды. Для некоторых видов растений оптимальным уровнем пloidности является триплоидный. В естественных лесах встречаются гигантские осины (*Populus tremula*) ( $3x=57$ ), обладающие в сравнении с обычными диплоидными формами необыкновенно быстрым ростом и толщиной ствола (рис. 99). Недавно триплоидные формы осины были получены экспериментально, но тет-

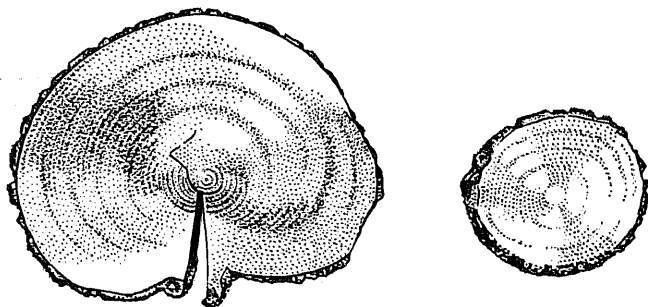
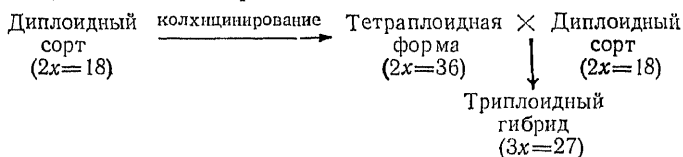


Рис. 99. Толщина ствола диплоидной (справа) и триплоидной осин.

раплоидные виды ее в природе не встречаются, и искусственным путем такие формы пока тоже не получены. У сахарной свеклы триплоидные гибриды оказались более продуктивными, чем диплоидные и тетраплоидные сорта и гибриды. Они характеризуются более высоким уровнем накопления органического вещества в течение всего вегетационного периода.

У триплоидов сильно выражена стерильность. В их потомстве появляются в различных отношениях диплоидные и анеуплоидные формы. Объясняется это сильным нарушением мейоза в результате образования тривалентов, а также наличием унивалентных хромосом. Пыльца триплоидов обычно не выравнена и характеризуется значительным количеством нежизнеспособных микроспор. У некоторых культур полиплоидия используется преимущественно при создании триплоидных гибридов. У сахарной свеклы она основана на получении тетраплоидных форм этой культуры и последующем скрещивании их с обычными диплоидными сортами. Применяется следующая схема работы:



Тетраплоидные растения легко переопыляются с диплоидными сортами, давая в большом количестве триплоидные семена. Их нельзя размножать путем пересева, а необходимо получать ежегодно по определенной программе скрещивания заранее подобранных, дающих наивысшую продуктивность сортов.

Использование автополиплоидных форм в селекции. Автополиплоиды у многих культур используют в качестве исходного материала для создания новых сортов. Наибольшие успехи достигнуты в селекции автополиплоидных форм ржи, клевера, мяты, турнепса и некоторых других культур. В ГДР и Швеции получены тетраплоидные ( $2x=28$ ) короткостебельные сор-

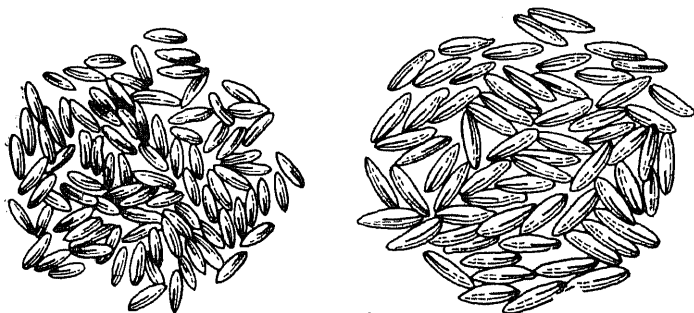


Рис. 100. Семена диплоидной (слева) и тетраплоидной ржи.



Рис. 101. Растения диплоидной (слева) и тетраплоидной гречихи.

шую толщину. Некоторые тетраплоидные формы клевера в полтора и более раз превосходят исходные сорта по урожаю зеленой массы, хотя их семенная продуктивность, как правило, ниже, чем у последних. В Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны получен тетраплоидный сорт клевера красного Темп, который значительно превосходит исходный диплоидный сорт по урожаю зеленой массы и семенной продуктивности. В. В. Сахаровым и А. Р. Жебраком получены крупносемянные с большим содержанием нектара тетраплоидные формы гречихи ( $2x=32$ ), представляющие определенный интерес для селекции (рис. 101). А. Н. Лутков вывел триплоидный сорт перечной мяты Прилуцкая 6 ( $2n=108$ ); который в отличие от обычных сортов, размножаемых корневищами, высевает семенами и получают при этом высокий выход эфирного масла.

Одна из причин снижения урожайности тетраплоидных сортов перекрестноопыляющихся культур при испытании и производственном размножении заключается в переопылении их с диплоидными сортами, в результате чего многие цветки оказываются стерильными. В одном из опытов тетраплоидная рожь, посеянная без изоляции, дала 18 ц, а при изоляции 48 ц с 1 га. Однако пространственная изоляция тетраплоидных сортов в производственных условиях очень затруднена и бывает малоэффективной. Поэтому ищут методы генетической изоляции тетраплоидных сортов. У кукурузы обнаружен доминантный ген  $Ga^s$ , присутствие которого у материнской тетраплоидной формы препятствует прорастанию в нитях пыльцы диплоидной формы, несущей его рецессивный

та ржи (Тетра-Петкус и Дуббель-столь), имеющие более крупное зерно, чем диплоидные (рис. 100). В Главном ботаническом саду АН СССР академик Н. В. Цицин создал тетраплоидную ветвистую рожь, обладающую очень высокой продуктивностью. В Белорусском научно-исследовательском институте земледелия Н. Д. Мухин путем отбора из гибридной популяции от скрещивания Петкусской ржи с тетраплоидной формой из Польши получил тетраплоидный высокоурожайный сорт озимой ржи Белта (Белорусская тетраплоидная). Этот сорт районирован и высевается в Белоруссии и в Нечерноземной зоне РСФСР. У растений его более короткий и упругий стебель, а первое междоузлие имеет меньшую длину, но боль-

аллель *ga*. В Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР выделено несколько тетраплоидных линий кукурузы с геном *Ga<sup>s</sup>*, не переопыляющихся с обычными диплоидными сортами. При совместном произрастании они дают 100% нормально сформированных семян, в то время как их аналоги без введения гена *Ga<sup>s</sup>* образуют свыше 60% триплоидных нежизнеспособных семян. Генетический барьер нескрещиваемости должен быть создан и для тетраплоидных сортов других перекрестноопыляющихся культур.

Наибольшие результаты в селекции сахарной свеклы за последние четверть века получены на основе использования экспериментальной полиплоидии. Повышение сахаристости корнеплодов в нашей стране в результате селекции характеризуется такими данными по годам (в %):

1911—1914—17,5	1951—1955—18,0
1936—1940—17,8	1956—1960—18,3
1946—1950—18,0	1961—1965—18,6

Ежегодное повышение сахаристости в среднем за 60 лет составляет около 0,02%. В то же время в лучших триплоидных гибридах оно увеличивается по сравнению с исходными диплоидными сортами на 0,3—1,0%. На выведение нового сорта сахарной свеклы обычно затрачивается 12—15 лет, триплоидные же гибриды создаются за 4—5 лет. Для диплоидных сортов этой культуры характерна отрицательная корреляция между массой корней и содержанием в них сахара. Поэтому отбор на урожайность корней снижает сахаристость, и, наоборот, отбор на повышенное содержание сахара уменьшает среднюю массу корня. Преодолеть это в известной степени удалось созданием триплоидных гибридов. Они сочетают высокую урожайность с повышенным содержанием сахара.

Триплоидные гибриды сахарной свеклы с каждым годом распространяются все шире. Во многих странах Западной Европы они почти полностью вытеснили в производстве диплоидные сорта. В нашей стране возделывают Кубанский полигибрид 9 и односемянные Белоцерковские полигибриды 1 и 2. В зонах районирования они значительно превосходят обычные сорта по сахаристости, урожайности и общему сбору сахара с гектара. В государственном сортоиспытании находится несколько новых, перспективных полигибридов сахарной свеклы.

Полиплоидия широко используется для повышения продуктивности кормовой свеклы. Получены триплоидные сахарно-кормовые гибриды свеклы, значительно превышающие обычные диплоидные сорта этой культуры по урожаю корней и сухого вещества.

Успешно ведутся работы по созданию высокоурожайных гетерозисных тетраплоидных сортов и гибридов сахарной и кормовой свеклы. У некоторых тетраплоидных форм получен равнозначный с триплоидными гетерозис. Это открывает возможность использовать его у этих культур в нескольких поколениях.

Японский генетик Г. Кихара путем скрещивания тетраплоидной и диплоидной форм арбузов получил триплоидный бессемянный арбуз, отличающийся высокой урожайностью и превосходными вкусовыми качествами. Его возделывают в Японии и США. Автополиплоидные сорта яблони, винограда, чайного куста возделывают во многих странах. В СССР созданы ценные полиплоидные сорта шелковицы.

**Аллополиплоиды** — организмы, возникающие в результате объединения разных наборов хромосом. В отличие от автополиплоидов, характеризующихся гомогенностью, аллополиплоиды гетерогенны.

Аллополиплоиды, создающиеся в результате четного увеличения хромосомных наборов при скрещивании двух видов или родов, называются *амфидиплоидами* (от греч. *amphi* — оба и *diploids* — диплоид). Аллополиплоиды, имеющие три гаплоидных набора хромосом, принадлежащих разным видам, называются *аллотриплоидами*, пять — *аллопентаплоидами* и т. д.

При скрещивании двух разных видов или родов обычно получается бесплодное потомство, так как у них вследствие неродственных геномов конъюгация хромосом нормально проходить не может, и образуются нежизнеспособные гаметы. Представим себе, что скрещивают два вида, имеющих разные геномы, каждый из которых содержит по семи хромосом. Обозначим первый вид *AA*, а второй — *BB*. Гибрид между ними будет иметь 14 хромосом и геномы *AB*. В связи с тем, что у такого гибрида все хромосомы негомологичны, конъюгация между ними невозможна, и в метафазе I мейоза образуется 14 унивалентов. В дальнейшем такие хромосомы между дочерними клетками микро- и макроспор будут распределяться беспорядочно, и поэтому образуются гаметы с различным числом хромосом от 0 до 14. Такие гаметы нежизнеспособны, и гибрид окажется стерильным.

Если некоторые хромосомы окажутся частично гомологичными, значить как *7A+7B*. *Нередуцированными* называются гаметы, у такого гибрида могут иметь семь хромосом одного вида и семь другого, т. е. они окажутся нередуцированными, их можно обозначить как *7A+7B*. Нередуцированными называются гаметы, имеющие полный диплоидный набор хромосом данного вида. Если такие нередуцированные гаметы в процессе оплодотворения будут соединяться, то это даст начало организму, имеющему удвоенный набор хромосом обоих видов, т. е. образуется аллотетраплоид, или амфидиплоид (*AABB*) с 28 хромосомами: *14A+14B*. Такой 28-хромосомный амфидиплоид окажется фертильным, так как у него восстановится парность хромосом. В мейозе 14 хромосом вида *A* будут конъюгировать между собой и образуют семь бивалентов; точно так же поведут себя и другие 14 хромосом вида *B*. В анафазе редукционного деления хромосомы у этого амфидиплоида расходятся правильно, и образуются жизнеспособные гаметы *7A+7B*. При оплодотворении такие диплоидные нередуцированные гаметы соединятся и воспроизведут хромосомный набор и все-



признаки образовавшегося амфидиплоида:  $(7A+7B) \times (7A+7B) = 14A+14B$ . Геномный состав его можно выразить формулой  $AABB$ . Если отдаленные гибриды в результате удвоения хромосомного набора получают полуторный набор геномов ( $AAAABB$  или  $AABBBB$ ), то их называют *сесквиполиплоидами*.

Процесс мейоза у аллополиплоидов имеет свои особенности, определяющиеся характером конъюгации хромосом. Например, у амфидиплоида  $AABB$  хромосомы одного генома  $A$  могут конъюгировать с хромосомами другого генома  $A$ , а хромосомы геномов  $B$  — между собой. Такая конъюгация между собой хромосом одной родительской формы у отдаленного гибрида называется *автосиндезом*. Благодаря автосиндезу амфидиплоиды имеют большую константность. Но отдельные хромосомы генома  $A$  могут конъюгировать с хромосомами генома  $B$ . Этот процесс конъюгации хромосом называется *аллосиндезом*. Он указывает на общность происхождения объединенных в амфидиплоиде геномов и служит источником образования новых форм благодаря рекомбинации локусов разногеномных хромосом.

Аллотетраплоидам свойственна резко выраженная гибридная мощь, которая стойко сохраняется в последующих поколениях. Отсутствие расщепления у таких гибридов объясняется избирательной конъюгацией гомологических хромосом в геномах каждого вида (эффект Ю. П. Мирюты).

В связи с возможностью образования нередуцированных гамет при скрещивании разных видов могут возникать гибридные организмы, несущие три генома: два генома от одного вида и один — от другого. Такие трехгеномные гибриды называются *аллотриплоидами*. У них очень хорошо выражен гетерозис, но он проявляется только в первом поколении.

Классическим примером аллополиплоидии служат капустно-редечные гибриды, полученные Г. Д. Карпеченко в 1924 г. Он скрещивал редьку *Raphanus sativus* ( $2n=18$ ) с капустой *Brassica oleracea* ( $2n=18$ ). Оба вида имеют в диплоидном наборе одинаковое число хромосом и образуют гаметы с девятью хромосомами. Гибриды между этими родами имеют 18 хромосом, но оказываются полностью стерильными. Среди большого количества бесплодных гибридов Г. Д. Карпеченко обнаружил отдельные нормально плодовые гибридные растения. Цитологический анализ показал, что бесплодие большинства редечно-капустных гибридов связано с неправильным расхождением хромосом во время мейоза: девять хромосом редьки и девять хромосом капусты не могли нормально конъюгировать друг с другом, и поэтому образовывались нежизнеспособные гаметы. Лишь в редких случаях, когда из-за нерасхождения хромосом образовывались яйцеклетки с удвоенным их числом, оплодотворявшиеся спермиями такого же типа, плодовитость восстанавливалась: в каждой гамете было по одному гаплоидному набору редьки и капусты  $9P+9K$ , а у гибридов оказалось 36 хромосом, слагающихся из двух полных наборов редьки и капу-

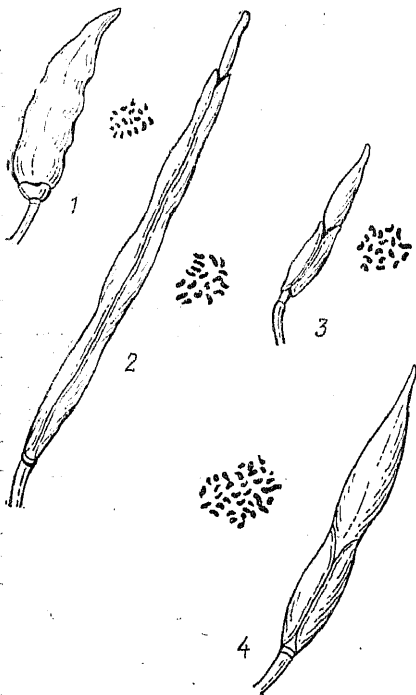


Рис. 102. Создание Г. Д. Карпеченко пло-  
довитого редечно-капустного гибрида:

1 — редька с 18 хромосомами (18P); 2 — капу-  
ста с 18 хромосомами (18K); 3 — стерильный  
редечно-капустный гибрид с 18 хромосомами  
(9P+9K); 4 — плодовитый редечно-капустный  
гибрид с 36 хромосомами (18P+18K).

сты. Мейоз у них теперь мог про-  
ходить нормально, каждая хромо-  
сома имела себе парную, гомоло-  
гичную, хромосому. Хромосомы  
редьки конъюгировали со свои-  
ми гомологами, а хромосомы ка-  
пусты — со своими. Эти удиви-  
тельные 36-хромосомные гибриды  
были не только плодовитыми, но  
и константными: они не расщеп-  
лялись при последующем размно-  
жении, так как хромосомы редь-  
ки и капусты между собой не пе-  
рекомбинировались. Эти гибриды  
отличались мощным ростом, а по  
строению стручка занимали как  
бы промежуточное положение: он  
состоял из двух половинок: одна

была похожа на стручок капусты, вторая — на стручок редьки  
(рис. 102).

Г. Д. Карпеченко, учитывая, что эти гибриды несут полные на-  
боры хромосом редьки и капусты и имеют некоторые признаки,  
свойственные обоим видам, дал им название *Raphanobrassica*. Это  
было первое новое, ранее неизвестное растение, созданное челове-  
ком.

Работы Г. Д. Карпеченко по получению плодовитых констант-  
ных редечно-капустных гибридов имеют выдающееся значение.  
Они позволили выяснить причины бесплодия гибридов отдаленных  
скрещиваний и цитологический механизм восстановления их пло-  
довитости. Оказалось, что путем удвоения хромосомного комплек-  
са можно существенно изменять отдаленные гибриды. Таким обра-  
зом, появлялась возможность использования аллополиплоидии в  
отдаленной гибридизации. Создание нового, не встречающегося  
в природе растения открывало перспективы синтеза новых видов.

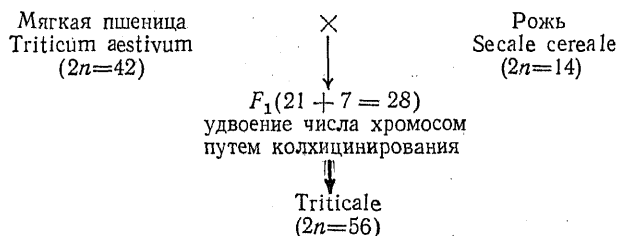
Работы Г. Д. Карпеченко по получению константных плодови-  
тых межродовых гибридов привлекли внимание и дали толчок к  
изучению этой проблемы у многих культур, особенно в скрещива-  
ниях пшеницы с рожью и пыреем. Оказалось, что константно-про-  
межуточные гибриды между рожью и пшеницей были получены  
еще в 1891 г. Римпау в Германии. Но практического значения они  
не имели, а генетическая природа их не могла быть объяснена.  
В 1918 г. Г. К. Мейстер на Саратовской сельскохозяйственной

опытной станции наблюдал образование таких гибридов в посевах ржи, они получались в результате спонтанной гибридизации ее с пшеницей. В 1925 г. естественные ржано-пшеничные гибриды были найдены В. Н. Лебедевым на Белоцерковской опытно-селекционной станции. Поскольку в этих гибридах сочетались признаки двух родов растений — пшеницы и ржи, С. Г. Навагин в 1927 г. назвал их *амфидиплоидами*, а позднее В. Е. Писарев и Салер дали им наименование *Triticale* — *Тритикале*. В начале 30-х годов, вскоре после опубликования работ Г. Д. Карпеченко, был расшифрован механизм образования ржано-пшеничных амфидиплоидов.

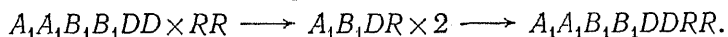
Используя аллополиплоидию, А. Р. Жебрак в конце 30-х годов в скрещиваниях различных видов пшеницы получил ряд амфидиплоидов. К сожалению, полученные аллогекса-, окта-, декаплоидные формы пшеницы не были использованы в скрещиваниях между собой и с обычными сортами разных видов пшеницы, что, как теперь ясно, дало бы возможность создать разнообразный и ценный в селекционном отношении материал. Прямой же отбор, проводившийся среди амфидиплоидов в течение многих лет, из-за их высокой константности был малорезультативным.

В представлении ряда ученых у большинства амфидиплоидов генотипы двух родительских форм, объединенные в одной клетке, не могут функционировать как единая целостная система, и поэтому их практическое значение в настоящее время связывается с использованием в различных видах скрещиваний.

Тритикале. В. Е. Писарев путем скрещивания мягкой озимой пшеницы с озимой рожью и мягкой яровой пшеницы с восточно-сибирской яровой рожью получил 56-хромосомные *Triticale*. Схематически этот процесс можно представить так



Геномная схема этого процесса может быть написана так:



Указанный тип амфидиплоидов характеризуется высоким содержанием белка (19—23%) и лизина, крупным колосом, быстрым ростом, повышенной устойчивостью к болезням. Наличие у *Triticale* генома ржи (R) делает их более зимостойкими по сравнению с обычными сортами озимой пшеницы. Но вследствие пониженной плодовитости и большого числа анеуплоидов озерненность 56-хромосомных *Triticale* составляет только 50—70%.

Гексаплоидные 42-хромосомные *Triticale* создаются в результате скрещивания озимой или яровой твердой пшеницы с рожью и

колхицинированием полученных гибридов  $F_1$ . Геномная схема получения таких Triticale имеет вид



В Украинском научно-исследовательском институте растениеводства, селекции и генетики имени В. Я. Юрьева А. Ф. Шульдин получил 42-хромосомные трехвидовые Triticale от опыления гибридов  $F_1$  (мягкая пшеница  $\times$  рожь) пылью гексаплоидных Triticale. В процессе этого скрещивания происходит элиминация геномов  $DD$  мягкой пшеницы, геномов  $A_1$  и  $B_1$  мягкой и геномов  $A$  и  $B$  твердой пшеницы. Образовавшийся трехвидовой аллополиплоид имеет 14 хромосом ржи, 14 хромосом мягкой пшеницы и 14 хромосом твердой пшеницы ( $AA_1BB_1RR$ ). Начиная с  $F_3$ , этот Triticale не расщепляется на исходные родительские виды, но изменяется по отдельным морфологическим признакам колоса и физиолого-биохимическим свойствам (зимостойкость, содержание белка в зерне и др.). Родственные геномы  $A$  и  $B$  мягкой и твердой пшеницы дают у него нормальный аллосиндез, а 14 хромосом ржи конъюгируют в результате полного автосиндеза. В результате этого мейоз у таких трехвидовых Triticale идет с небольшими нарушениями и получается высокая озерненность колоса.

Лучшие Triticale, созданные А. Ф. Шульдиным, АД 206, АД 196 и др., успешно проходят широкое производственное испытание. Можно полагать, что 42-хромосомные Triticale будут первым искусственно синтезированным видом культурного растения, имеющим большое практическое значение.

В США М. Дженкинс получил от скрещивания яровой ржи с яровой карликовой твердой пшеницей 42-хромосомные яровые Triticale. Одна из особенностей яровых Triticale — отсутствие у них фотопериодической реакции: при произрастании в северных и южных широтах они не изменяют вегетационного периода в зависимости от длины дня.

Сравнительное изучение 56- и 42-хромосомных Triticale показало, что последние представляют значительно большую практическую ценность. Они более плодовиты и продуктивны, лучше поддаются улучшению под влиянием отбора и т. д. Очевидно, формы пшеницы с числом хромосом более 42 имеют неблагоприятное соотношение ядерного материала и цитоплазмы, поэтому и понижается их жизнеспособность. Доказательством служит то, что в природе виды пшеницы с числом хромосом более 42 отсутствуют. Эволюция рода *Triticum* остановилась на гексаплоидном уровне, октаплоидных видов у этой культуры отбор не создал.

В 30-е годы в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока проводили большие работы с 56-хромосомными ржано-пшеничными амфидиплоидами (*Secalotriticum*), но создать непосредственно на их основе путем отбора новые сорта не удалось. Новый современный этап работы с Triticale связан с использованием 42-хромосомных форм. Особенно большой инте-

рес представляют скрещивания между собой Triticale, имеющих в составе геномы разных видов пшениц.

Широкий спектр расщепления и появление большого числа новых форм — отличительная особенность гибридов от скрещивания между собой разнохромосомных Triticale. В  $F_2$  расщепление идет по морфологическим и физиологическим признакам: форме колоса, его окраске, остистости, плотности, форме зерна и куста, продолжительности вегетационного периода, продуктивности, высоте растений и т. д. В. Е. Писарев при скрещивании 56- и 42-хромосомных Triticale получил очень крупноколосые и крупнозерные формы. У отдельных из них в колосе содержится 80—90 зерен, и масса 1000 семян достигает 90 г, в то время как у лучших поэтому признаку образцов мировой коллекции ВИР масса 1000 семян не превышает 80 г. Среди 42-хромосомных амфидиплоидов выделяются формы с очень высокой морозостойкостью. Из таких гибридов ведется отбор высокопродуктивных хорошо озерненных форм. 56- и 42-хромосомные Triticale также используют для скрещивания с лучшими сортами пшеницы и рожью. Высокопродуктивные крупнозерные трехродовые (пшенично-ржано-пырейные) 42-хромосомные озимые формы Triticale получил в Московском селекцентре Г. Д. Лапченко в результате скрещивания амфидиплоида, выведенного А. И. Державиным (*T. durum* × *S. montanum*), с промежуточным пырейно-пшеничным гибридом ПППГ-79 ( $2n=56$ ). По озерненности колоса эти Triticale превышают лучшие районированные сорта озимой пшеницы.

В последние годы удалось, используя карликовые сорта пшеницы, создать интенсивного типа короткостебельные, устойчивые к болезням высокопродуктивные формы Triticale. Один из наиболее существенных недостатков полученных сортов и форм Triticale — плохая выполненность (морщинистость) зерна и невысокие хлебопекарные качества. Этот недостаток стремятся устранить селекционным путем. Очевидно, первоначально зерно этой культуры будет использоваться на корм скоту, а затем и как хлебное растение.

**Анеуплоиды** — организмы, имеющие в основном набор увеличенный или уменьшенный, но не кратное гаплоидному число хромосом. Анеуплоиды, у которых недостает одной из пары гомологичных хромосом, называются *моносомиками* ( $2n-1$ ); если недостает двух гомологичных хромосом, это *нуллисомики* ( $2n-2$ ). В первом случае отсутствует одна из гомологичных хромосом какой-то пары, во втором — полностью выпадает одна пара гомологичных хромосом.

Анеуплоиды, у которых полный набор увеличен на одну хромосому, называются *трисомиками* ( $2n+1$ ), а если таких дополнительных хромосом окажется две, это будут *тетрасомики*. В первом случае какая-то пара гомологичных хромосом увеличивается на одну, т. е. происходит трисомия; во втором — одна из хромосом численно увеличивается в четыре раза, т. е. происходит тетрасомия. Нарушения в распределении хромосом, приводящие к образо-

ванию анеуплоидных организмов, возможны как в митозе, так и в мейозе. Анеуплоиды могут возникать спонтанно при неправильном расхождении хромосом во время деления клеток. В результате неправильной ориентации или деления хромосом в метафазе образуются дочерние клетки с дупликациями или нехватками по отдельным хромосомам. При слиянии возникших на этой основе гамет получают анеуплоидные организмы. Если один из бивалентов отходит в одну из дочерних клеток, то другая тем самым лишается этой пары хромосом. Оплодотворение яйцеклетки с недостающей хромосомой спермием, имеющим нормальное гаплоидное число хромосом, дает моносомик ( $2n-1$ ). Если соединяются две гаметы, в каждой из которых недостает по одной хромосоме, образуется нуллисомик ( $2n-2$ ). Соединение нормальной гаметы с гаметой, несущей одну лишнюю хромосому, дает зиготу, из которой развивается трисомик ( $2n+1$ ), а при слиянии двух гамет, каждая из которых имеет по одной лишней хромосоме данной пары, получается тетрасомик ( $2n+2$ ).

По данным Р. Райли, у пшеницы общая частота спонтанно возникающих анеуплоидов равна приблизительно 1%. Эту цифру вряд ли можно считать преувеличенной. Очевидно, процент анеуплоидов и у других организмов достаточно высок.

По некоторым данным, у человека при оплодотворении возникает не менее 6% анеуплоидных зигот от общего количества всех зачатий. Но большинство их погибает на ранних стадиях эмбрионального развития. В главе III были описаны заболевания, вызываемые нерасхождением половых хромосом при гаметогенезе. Но анеуплоидия у человека проявляется и в образовании трисомик по аутосомам. Особенно распространено заболевание, вызываемое трисомией по 21-й хромосоме, — синдром Дауна. Болезнь Дауна поражает мужчин и женщин и проявляется в сочетании врожденного слабоумия с рядом физических недостатков: маленькая круглая голова, плоский затылок, полуоткрытый рот, толстый язык и т. д.

При облучении пыльников и завязей ионизирующей радиацией величина анеуплоидии у растений значительно возрастает. При утере одной из двух хромосом или, наоборот, если они имеются в избыточном количестве, в той или иной степени изменяется фенотип организма. Сравнением особей, имеющих по соответствующим парам лишние или недостающие хромосомы, удается установить их роль в генотипе.

Первое обстоятельное изучение явлений анеуплоидии было проведено в 20-х годах нашего столетия А. Блэксли и Д. Беллингом на трисомиках дурмана *Datura stramonium*. Это диплоидное растение, в соматических клетках которого имеется 24 хромосомы. Двенадцать пар хромосом дурмана хорошо отличаются друг от друга по размерам, наличию или отсутствию у них спутников и некоторым другим признакам. А. Блэксли и Д. Беллинг получили все 12 теоретически возможных типов трисомиков, у каждого из них одна хромосома в наборе была представлена не дважды, а трижды. Трисомики хорошо различались между собой по внешним признакам, например по размеру и форме корбочки. Эти опыты

показали, что все хромосомы в геноме качественно различаются между собой, обуславливая развитие определенных признаков.

Все трисомии имеют пониженную жизнеспособность и плодовитость. Это объясняется нарушением у них мейоза, протекающего с образованием тривалентов и унивалентов, и, следовательно, большим числом ненормально развитых гамет. Наличие одной лишней хромосомы у разных родов растений проявляется по-разному: одни более, другие менее чувствительны к трисомии. Дикie растения, а также имеющие большое число хромосом в меньшей степени реагируют на нее, чем малохромосомные и культурные растения. Моносомии у диплоидных видов в большинстве случаев нежизнеспособны, их можно получить только по отдельным хромосомам. У полиплоидных видов моносомии значительно более жизнеспособны, утрата одной хромосомы у них сказывается менее чувствительно, чем у диплоидов.

Получить полный набор моносомиков у какого-либо вида растений очень трудно и требуется много времени. Впервые он был получен у табака *Nicotiana tabacum* ( $2n=48$ ). Моносомии табака сохраняют и размножают, скрещивая их с нормальными диплоидными растениями. Потомство их состоит только из дисомиков и моносомиков. Последние легко отличаются по фенотипу. Их отбирают для последующего размножения точно таким же путем.

## МОНОСОМНЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Использование классического метода гибридологического анализа для выяснения характера наследования хозяйственно-биологических признаков у полиплоидных видов растений связано с большими трудностями. Это прежде всего относится к основной зерновой культуре — мягкой пшенице, имеющей гексаплоидную природу ( $2n=6x=42$ ). У этого вида пшеницы имеется 42 хромосомы, относящиеся к трем различным геномам *A*, *B* и *D*, привнесенным в ее генотип в процессе спонтанной гибридизации тремя диплоидными видами: *T. monococcum* (геном *A*), *Aegilops speltoides* (геном *B*) и *A. squarrosa* (геном *D*) (см. главу VIII). На развитие одного и того же признака у этого растения могут оказывать сходное влияние хромосомы разных геномов, поэтому установить число генов, определяющих развитие того или иного признака и характер их взаимодействия, очень трудно, а чаще всего вообще невозможно. Новые возможности и недоступные ранее методы в изучении генетики мягкой пшеницы открылись в связи с использованием у нее полной серии анеуплоидов из 21 линии, в наборе хромосом которых отсутствуют или добавлены одна или две определенные хромосомы или одно плечо известной хромосомы. Такие серии моносомиков и нуллисомиков впервые были созданы Э. Сирсом в Колумбийском университете (США) у сорта Чайниз Спринг (Chinese Spring) (рис. 103).

Используя анеуплоидные линии, удалось генетически и цитологически идентифицировать каждую хромосому и выделить в хро-

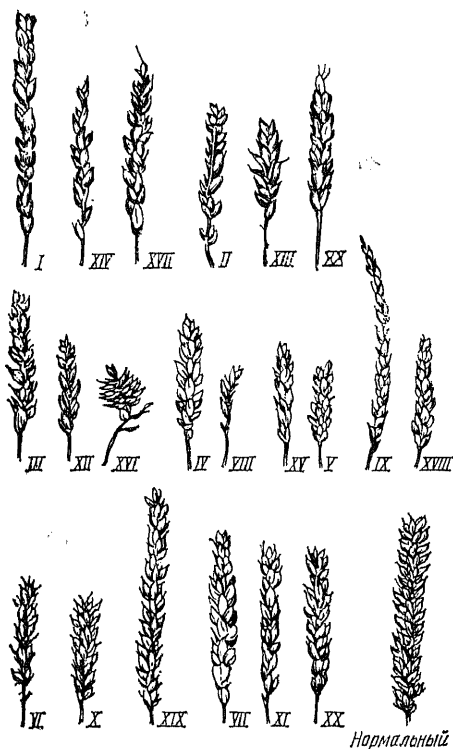


Рис. 103. Колосья нуллисомиков мягкой яровой пшеницы Чайниз Спринг. Цифрами обозначены утраченные хромосомы.

мосомном наборе мягкой пшеницы семь гомеологических (частично гомологических) групп по три пары хромосом в каждой, по их принадлежности к геномам *A*, *B* и *D* (табл. 18).

После получения серии моносомиков и нуллисомиков у сорта Чайниз Спринг стало возможным создавать их у любых сортов мягкой пшеницы. Для ознакомления с методикой этой работы при использовании анеуплоидных форм Чайниз Спринг разберем пример получения моносомиков и нуллисомиков по первой хромосоме у какого-либо сорта, условно обозначив его буквой *A*.

1. Моносомик (*M*) или нуллисомик (*H*) по 1-й хромосоме сорта Чайниз Спринг скрещивают с сортом (*A*).  $F_1$  от скрещивания  $H \times A$  все будет моносомическим (20 хромосом  $H+21$  хромосома *A*).  $F_1$  от скрещивания  $M \times A$  будет наполовину моносомическим, наполовину дисомическим (20 хромосом  $M+21$  хромосома *A* или 21 хромосома  $M+21$  хромосома *A*).

2. Моносомические растения  $F_1$  подвергают обратному скрещиванию с сортом *A*. В  $F_2$  получают смешанное потомство, состоящее из моносомиков и дисомиков.

18. Нумерация хромосом мягкой пшеницы по их принадлежности к определенным геномам и гомеологическим группам (по Э. Сирсу и М. Окамато)

Гомеологическая группа	Геном <i>A</i>	Геном <i>B</i>	Геном <i>D</i>
1	1 <i>A</i> (XIV)	1 <i>B</i> (I)	1 <i>D</i> (XVII)
2	2 <i>A</i> (II)	2 <i>B</i> (XII)	2 <i>D</i> (XX)
3	3 <i>A</i> (XII)	3 <i>B</i> (III)	3 <i>D</i> (XVI)
4	4 <i>A</i> (IV)	4 <i>B</i> (VIII)	4 <i>D</i> (XV)
5	5 <i>A</i> (IX)	5 <i>B</i> (V)	5 <i>D</i> (XVIII)
6	6 <i>A</i> (VI)	6 <i>B</i> (X)	6 <i>D</i> (XIX)
7	7 <i>A</i> (XI)	7 <i>B</i> (VII)	7 <i>D</i> (XXI)

Примечание. В скобках показаны первоначальные цифровые обозначения хромосом.



3. Моносомики  $F_2$  повторно в течение шести поколений скрещивают с сортом А. В результате шестикратного насыщения хромосомы М полностью заменяются хромосомами А, при этом хромосома 1-я, которая во всех скрещиваниях находилась в унивалентном состоянии и не могла конъюгировать с хромосомами Чайниз Спринг, сохраняет полную идентичность с сортом А.

4. Путем самоопыления моносомиков от последнего обратного скрещивания получают дисомические и нуллисомические линии сорта А. Моносомики при самоопылении дают смешанное потомство, состоящее из нуллисомиков, моносомиков и дисомиков (20 хромосом+21 хромосома) × (20 хромосом+21 хромосома) → 40 хромосом+41 хромосома+42 хромосомы.

Анеуплоиды используют для установления роли каждой отдельной хромосомы и локализованных в ней генов в определении ряда морфологических и важных хозяйственно-биологических признаков: устойчивости к полеганию и различным заболеваниям, карликовости, качеству муки и др.

В некоторых случаях это удается сделать довольно легко, сопоставляя развитие какого-либо признака у нуллисомика и дисомика. Например, нуллисомик по хромосоме 16 у краснозерного сорта пшеницы Чайниз Спринг имеет белые зерна. Следовательно, гены, определяющие красную окраску у этого сорта, локализованы в хромосоме 16. Таким же путем выяснено, что развитие остей контролируется генами, локализованными в 8-й и 10-й хромосомах. Однако в большинстве случаев локализация генов, определяющих развитие интересующих нас признаков, не может быть установлена так просто, и требуется проведение сложного анализа.

Используя моносомный генетический анализ, устанавливают локализацию многих различных генов пшеницы и других культур. Этот анализ значительно сложнее при изучении наследования количественных признаков, определяемых полигенными системами. В этом случае применяют соответствующие математические модели и электронно-вычислительную технику. С помощью моносомного анализа был установлен очень важный факт — локализация в хромосоме 5В пшеницы гена, контролирующего мейоз и обеспечивающего образование бивалентов.

Работы по получению серии моносомиков и нуллисомиков у наиболее ценных и широко вовлекаемых в селекционный процесс сортов озимой и яровой пшеницы ведутся в настоящее время в ряде стран. Создано Европейское объединение по анеуплоидии у пшеницы, в которое входит Советский Союз. Сорта пшеницы, по которым получены наборы моносомных линий, могут служить реципиентами для целенаправленного замещения хромосом, несущих хозяйственно-ценные признаки. Используя моносомные линии пшеницы, А. А. Созинов и Ф. А. Попереля установили связь между белками эндосперма зерна и хромосомами, контролирующими образование этих белков, и разработали принцип белковых маркеров генома. У нескольких сортов, гибридов и полученных на их основе моносомных линий был изучен спектр белков в электрофорезе. При этом на каждой электрофореграмме обнаруживалось несколько десятков компонентов (полос), и каждый белок давал свою характерную полосу. Оказалось, что запасные белки коди-

руются генами разных хромосом, и при нехватке какой-либо хромосомы из спектра электрофореграммы исчезает определенный набор полос. Таким образом, гены хромосом, кодирующие определенные белки, оказались мечеными этими же белками. Анализ спектра запасных белков позволил установить корреляцию между некоторыми полосами и повышенным качеством муки, что может значительно ускорить оценку селекционного материала по технологическим свойствам зерна.

Большое значение метода моносомного анализа состоит в том, что благодаря ему открылась возможность использования «генетической инженерии», т. е. экспериментального составления генотипов путем замены, введения или добавления в них нужных хромосом от одного сорта другому (метод межсортового замещения хромосом).

В последние годы был разработан метод чужеродного замещения хромосом, позволяющий добавлять хромосомы одного вида злаков к хромосомному набору другого вида, а также производить замену отдельных хромосом.

При добавлении хромосом ржи в хромосомный набор пшеницы в полученных линиях удается наблюдать генетический эффект отдельных хромосом ржи и их влияние на такие важные хозяйственно-полезные признаки, как зимостойкость и устойчивость к болезням. Подобным же образом при использовании амфидиплоида между *Triticum dicoccoides* ( $2n=28$ ) и гайнальдией *Haynaldia villosa* ( $2n=14$ ) удалось добавить хромосомы гайнальдии в мягкую пшеницу.

Таким образом, анеуплоидный метод позволяет не только устанавливать наличие того или иного гена в определенной хромосоме, но соединять хромосомы различных видов или переносить их отдельные локусы из одного генома в другой.

Успешное использование метода моносомного анализа у пшеницы способствовало разрыванию работ по получению моносомных серий и серий других типов анеуплоидов у овса, хлопчатника, томата, картофеля, подсолнечника и других сельскохозяйственных культур, имеющих полиплоидное происхождение.

## МЕТОДЫ ИСКУССТВЕННОГО ПОЛУЧЕНИЯ ПОЛИПЛОИДОВ

Искусственное получение полиплоидов давно привлекало внимание ученых, но в течение многих лет оно встречало большие трудности. Воздействие на растения во время мейоза высокими и низкими температурами, срезание верхушек молодых растений (метод декапитации, предложенный Г. Винклером и С. Йоргенсеном), использование различных наркотиков, центрифугирования и др. оказывались малоэффективными. Перелом в экспериментальной полиплоидии произошел в 1937 г., когда американские генетики А. Блексли и А. Айвери обнаружили, что колхицин вызывает удвоение числа хромосом в клетках. Колхицин ( $C_{22}H_{25}O_6$ ) — алкалоид, сильный растительный яд. Содержится в семенах и клубне-

луковицах безвременника осеннего (*Colchicum autumnale*), относящегося к семейству Лилейные.

Для получения полиплоидов в большинстве случаев воздействуют на соматические ткани интенсивно действующих клеток растений. При этом возникает химерная ткань, состоящая из клеток различной пloidности: наряду с диплоидными ( $2x$ ) образуются тетраплоидные ( $4x$ ) клетки, а также клетки типа  $8x$ ,  $16x$  и т. д. Колхицин подавляет в молодых клетках проростков функции веретена клеточного деления, обеспечивающего расхождение хромосом к полюсам. Такие митозы, заторможенные инактивацией веретена, называются *K*-митозами. Но рост клетки и деление хромосом при этом не прекращаются, клеточная же перегородка не образуется, и возникает клетка с увеличенным вдвое числом хромосом.

При мейотической полиплоидии колхицин производит блокаду движения хромосом в метафазе I или в метафазе II. И в том и в другом случае образуются гаметы с так называемым реституционным, т. е. с удвоенным против нормального, числом хромосом. Электронно-микроскопические исследования показали, что колхицин разрушает микротрубочки, входящие в состав веретена и, как предполагают, участвующие в формировании клеточной оболочки. Воздействие колхицина, следовательно, как бы парализует двигательные центры хромосом, что ингибирует расхождение хромосом к полюсам и приводит к образованию соматических и половых клеток с удвоенным набором хромосом.

С 1937 г. колхицин применяется очень широко, он произвел подлинную революцию в экспериментальной полиплоидии. С его помощью триплоидные и тетраплоидные формы получены в настоящее время более чем у 500 видов растений.

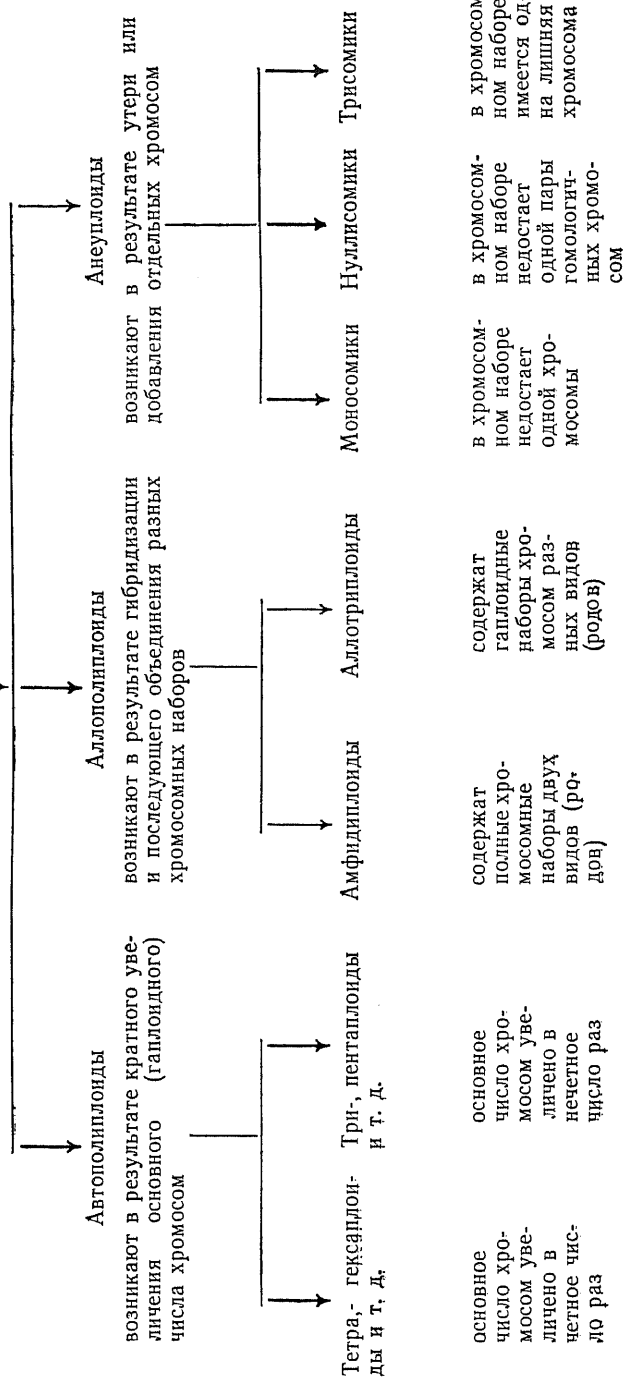
Колхицин применяют в виде водных растворов, ланолиновой пасты (смесь колхицина с ланолином), а также в смесях с агаром или глицерином. Колхицин хорошо дозируется при разведениях и очень активен в слабых концентрациях. В водных растворах его обычно используют в небольших концентрациях — 0,1—0,2% при экспозиции 20—24 ч. Им обрабатывают точки роста, семена, пыльцу, корневую систему растений.

Для получения полиплоидных форм наряду с колхицином используют также и другие химические вещества: аценафтен, нафталин, гидрохлорид, этиленмин, ауранцию, аппиоль, закись азота ( $N_2O$ ) и др. Но по эффективности они уступают колхицину. Колхицинирование оказалось самым совершенным методом массового получения полиплоидов.

Для получения автополиплоидов у диплоидных видов удваивают число хромосом. Аллотетраплоиды создают двумя путями: предварительно скрещивают между собой диплоидные виды и затем удваивают у полученного гибрида число хромосом или сначала переводят растения этих видов на тетраплоидный уровень и после этого скрещивают полученные тетраплоиды.

Колхицинированные растения принято обозначать  $C_0$ , а полученное от них потомство —  $C_1$ . Последующие поколения обозначают

Полиплоиды



ют  $C_2$ ,  $C_3$ ,  $C_4$  и т. д. После обработки колхицином растения обычно угнетены и при неблагоприятных условиях выращивания могут погибать. Чтобы избежать этого, растения  $C_0$  необходимо выращивать в оптимальных условиях влажности, температуры и освещения. В  $C_1$  выявляют и удаляют все диплоидные и триплоидные растения. Отбор тетраплоидных растений проводят сначала по морфологическим признакам, а затем путем цитологического анализа с подсчетом числа хромосом.

В результате обобщения многочисленных данных по экспериментальной полиплоидии установлено, что на удвоение числа хромосом малохромосомные виды реагируют лучше, чем многохромосомные. У перекрестноопыляющихся и многолетних растений полиплоидия дает лучшие результаты, чем у однолетних и самоопыляющихся. Повышение продуктивности при полиплоидии проявляется значительно лучше у растений, которые выращивают для получения вегетативных частей, чем для получения семян.

Полиплоидия — это новый, перспективный метод в селекции. Но полиплоидные формы не являются готовыми сортами, они лишь представляют исходный материал для отбора, значительно расширяя его возможности. Создание большого количества полиплоидов на базе различных по генотипу сортов и гибридизация между ними считаются одним из наиболее перспективных путей их использования.

## ГАПЛОИДИЯ

Гаплоиды — организмы, у которых содержится в 2 раза меньше хромосом ( $n$ ), чем у исходных форм. По данным С. С. Хохлова и его сотрудников, они зарегистрированы более чем у 152 видов, относящихся к 75 родам и 33 семействам покрытосеменных растений. Гаплоиды развиваются из одной клетки с генотипом гаметы, минуя оплодотворение: из яйцеклетки, синергиды, антиподы или пыльцевого зерна.

Одна из самых характерных особенностей гаплоидов — уменьшение размеров всех клеток и органов (рис. 104). Так как у гаплоидов одинарный набор хромосом, в их фенотипе могут проявляться не только доминантные, но и рецессивные гены. Это одна из причин того, что гаплоиды перекрестноопыляющихся растений маложизнеспособны. В то же время у самоопылителей жизнеспособность гаплоидов значительно выше.

Фертильность гаплоидов определяется генетической конституцией видов и форм, от которых они происходят. Диплоидные виды служат источником моногаплоидов (моноплоидов), полиплоидные дают начало полигаплоидам.

Автополигаплоиды (псевдогаплоиды) происходят от автополиплоидов, аллополигаплоиды — от аллополиплоидов. У моногаплоидов и аллополигаплоидов мейоз сильно нарушен, в результате чего формируются макро- и микроспоры, не сбалансированные по числу хромосом. Поэтому моногаплоиды и аллополигаплоиды высокосте-

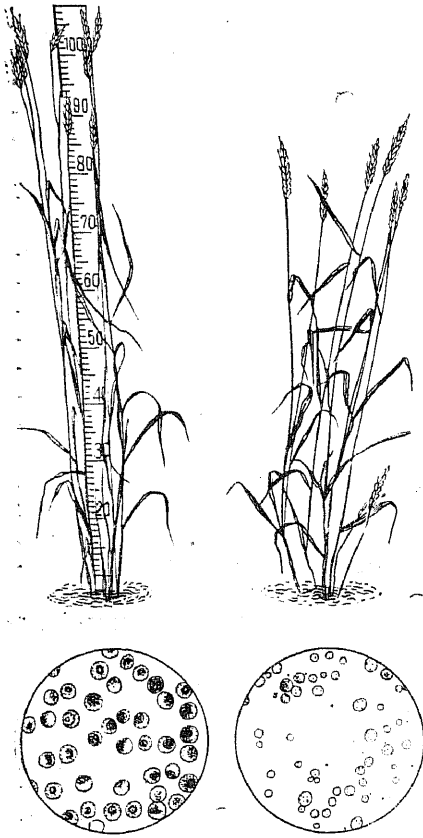


Рис. 104. Растения и пыльца пшеницы. слева — диплоидного; справа — гаплоидного.

рильны. Повышение фертильности у этих форм наблюдается лишь при спонтанной или искусственной диплоидизации гаплоидных тканей, а также при образовании редуцированных гамет. У автополигаплоидов более правильно протекает мейоз, и они имеют высокую фертильность.

Спонтанно гаплоиды возникают с различной частотой, постоянной для каждого вида, сорта и даже линии. Так, средняя частота гаплоидии у кукурузы 1 : 900, тогда как у разных линий она варьирует от 1 : 145 до 1 : 4500. У хлопчатника гаплоидные растения встречаются в среднем с частотой 0,0003—0,0025%. В то же время у некоторых линий частота гаплоидии выше 20%.

Для искусственного получения гаплоидов используют несколько методов. Основные из них следующие.

**Опыление чужеродной пылью.** Этот метод основан на стимуляции гаплоидного партеногенеза. При опылении пылью другого вида или рода нарушается процесс оплодотворения. Один из спермиев сливается с центральным ядром зародышевого мешка и дает начало эндосперму, а другой стимулирует апомиктическое развитие яйцеклетки и дегенерирует. Йоргенсен, опыляя паслен *Solanum nigrum* пылью *S. luteum*, получил гаплоидные семена *S. nigrum*. С помощью указанного метода М. Ф. Терновский получил гаплоидные растения табака. Большое число гаплоидов возникает у картофеля при опылении его сортов пылью дикого вида *S. phureja*, а у ячменя при скрещивании *H. vulgare* × *H. bulbosum*.

**Опыление растений пылью, обработанной лучами Рентгена или гамма-лучами.** При определенных дозах излучения пыльца теряет способность к нормальному оплодотворению и стимулирует партеногенетическое развитие яйцеклетки. Самый первый гаплоид, описанный Блексли и др. в 1922 г., был получен у дурмана в результате опыления пылью, облученной лучами Рентгена. В дальнейшем таким способом получили гаплоиды кукурузы, мягкой и твердой пшеницы, табака, томата и других культур.

**Близнецовый метод.** У многих видов растений из одного семени могут развиваться две, а иногда и более особей. Это близнецы, их можно разделить и вырастить отдельно. Близнецы возникают: 1) при развитии нескольких зародышевых мешков в одной семязачатке; 2) при расщеплении одного зародыша на две и более части; 3) при развитии дополнительных зародышей из синергид или антипод. При полиэмбрионии образуются зародыши разной пloidности. Среди них в небольшом количестве встречаются и гаплоиды. Отыскание гаплоидных близнецов — очень трудоемкая работа. Тем не менее с помощью этого метода получены гаплоиды у мягкой пшеницы, ржи, риса, хлопчатника, картофеля и др.

**Задержка опыления.** При удалении пыльников и задержанном опылении яйцеклетка может потерять способность к оплодотворению и развиваться партеногенетически. Если яйцеклетка дегенерирует, зародыш может образоваться из неоплодотворенной синергиды, антиподы или андрогенетически — из ядра спермия и цитоплазмы яйцеклетки. Таким путем получены гаплоиды у кукурузы и пшеницы-однозернянки.

**Культура пыльников.** Этот метод заключается в получении культуры гаплоидных клеток и тканей и регенерации из них гаплоидных растений. Зрелые пыльники помещают на искусственную питательную среду, содержащую стимуляторы роста — цитокинины и ауксины. Культуру пыльников хранят в стерильных условиях при определенном режиме температуры и освещенности. Через несколько недель пыльники вскрываются и из них появляются эмбрионоподобные образования — эмбриониды с гаплоидным числом хромосом. В дальнейшем эмбриониды дифференцируются в зародыши. Из зародышей развиваются проростки. После пересадки на новую среду из проростков вырастают нормальные гаплоидные растения. Вместо эмбрионидов в культуре пыльников могут образовываться каллусы. Их переносят на новую среду, оптимальную для формирования органов растения. Через некоторое время из каллусов развиваются проростки, вырастающие затем в нормальные гаплоидные растения. Таким путем получены гаплоиды дурмана, табака, риса, ячменя и др. Метод культуры пыльников наиболее перспективен для массового получения гаплоидов.

Идентификацию гаплоидов необходимо проводить в самые ранние периоды развития. У некоторых культур для этого пользуются генетическим маркером (меткой). У кукурузы, например, растения с рецессивным признаком зеленой окраски колеоптиля используют в качестве исходных материнских форм при получении гаплоидов. Растения, гомозиготные по доминантному признаку антоциановой окраски колеоптиля, берут в качестве опылителей. Потомство от таких скрещиваний анализируют в фазе проростков. Проростки с зеленым колеоптилем отбирают как предполагаемые гаплоиды. Проростки с окрашенным колеоптилем, имеющие гибридную природу, выбраковывают. У картофеля выделение гаплоидов ускоряется еще больше благодаря использованию доминантного признака — пурпурного пятна на зародыше семени. Окончательную иден-

тификацию гаплоидов проводят путем подсчета числа хромосом в делящихся клетках корней, листьев и пыльников.

Изучению и применению гаплоидии в генетике и селекции растений придается очень большое значение, поскольку она дает возможность быстро получать константные формы и позволяет сокращать объем материала при отборе. При удвоении числа хромосом у гаплоидных растений максимально гомозиготные диплоидные линии можно создать за 2—3 года. При использовании инбридинга для этого требуется несколько лет, обычно не менее 5—6. Кроме того, даже при длительном инбридинге не удается добиться полной гомозиготности, и та или иная степень гетерозиготности сохраняется.

Гаплоидия применяется и при отдаленной гибридизации. Например, культурный картофель, являющийся тетраплоидом ( $2n=48$ ), плохо скрещиваются с дикими диплоидными видами ( $2n=24$ ). Это скрещивание вполне осуществимо, если получить диплоидные растения культурного картофеля — дигаплоиды: они легко скрещиваются с дикими диплоидными видами. После отбора диплоидные гибридные формы вновь переводят на тетраплоидный уровень. Гаплоиды также используют для отбора рецессивных мутаций, обнаруживаемых у них сразу же после воздействия мутагенами, тогда как в обычных диплоидных организмах они могут проявляться только во втором поколении при слиянии гамет, несущих мутантные гены.

## ПОЛИПЛОИДИЯ У ЖИВОТНЫХ

У животных полиплоидия — явление чрезвычайно редкое. Объясняется это разделением пола и особенностями хромосомного механизма его определения. Получение аллополиплоидов у животных считалось невозможным. Но недавно Б. Л. Астауров, используя способность тутового шелкопряда к партеногенезу, получил первый искусственный аллополиплоид у животных организмов. Скрещивали два вида шелкопряда *Bombyx mori* ( $2n=28$ ) и *B. mandarina* ( $2n=28$ ). При искусственно вызванном воздействием высокой температуры партеногенезе диплоидные самки *B. mori* дали автотетраплоидных вполне плодовитых самок ( $4n$ ). Их скрестили с диплоидными самцами *B. mandarina* ( $2n$ ). Отобранные в этом скрещивании триплоидные самки, имевшие два генома *B. mori* и один геном *B. mandarina*, были снова подвергнуты действию высокой температуры. В результате партеногенеза эти триплоидные самки дали аллогексаплоидных самок (4 генома *B. mori*+2 генома *B. mandarina*), которых снова скрещивали с самцами *B. mandarina*. В результате получили аллотетраплоидных самцов и самок. Особи того и другого пола имели четыре генома: два — *B. mori* и два — *B. mandarina*. При скрещивании между собой самок и самцов этого аллотетраплоидного гибрида получается нормально плодовитое потомство.

Этот блестяще осуществленный эксперимент показал, что в принципе получение аллополиплоидных форм возможно и у раздельнополых животных. Он также подтвердил, что установленный у растений механизм образования аллополиплоидов имеет общеприродное значение.



---

## ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

---

*Отдаленной гибридизацией* называется скрещивание между организмами, относящимися к разным видам или родам. В соответствии с этим отдаленная гибридизация делится на *межвидовую* и *межродовую*. Примером межвидовой гибридизации являются скрещивания мягкой пшеницы с твердой, подсолнечника с топинамбуром, овса посевного с овсом византийским (*Avena bysantina*), культурного картофеля с дикими видами этого рода и т. д. Скрещивания между пшеницей и рожью, пшеницей и пыреем, ячменем и элимусом (*Elimus agerarius*), пшеницей и эгилопсом (*Aegilops*) относятся к межродовой гибридизации.

Отдаленная гибридизация имеет более чем двухвековую историю. Еще в 1755—1806 гг. И. Кельрейтер проводил отдаленную гибридизацию, используя в скрещиваниях более 50 видов, принадлежащих к 13 ботаническим родам. Первый отдаленный гибрид между двумя видами табака он получил в 1760 г. С тех пор проблема отдаленной гибридизации неизменно привлекает к себе внимание многих ботаников, генетиков и селекционеров во всем мире.

В теоретическом и практическом отношении отдаленная гибридизация представляет исключительный интерес. В эволюции многих родов и видов культурных растений ей принадлежит решающая роль. Периодически повторяющееся при отдаленной гибридизации спонтанное проникновение генетического материала одного рода или вида в другой (интрогрессия) преодолевает барьер изоляции между ними. Изучение наследования различных признаков при скрещиваниях разных видов и родов позволяет понять многие важные закономерности эволюции растений и животных. При отдаленной гибридизации преследуется цель создания форм и сортов, сочетающих в себе признаки и свойства разных видов и родов. Это достигается как путем скрещивания сортов и форм культурного вида с представителями диких видов и родов, так и при скрещивании сортов, относящихся к разным культурным видам или родам.

На земном шаре насчитывается свыше 200 тыс. видов покрытосеменных растений, используется же человеком в культуре немногим более 250 видов, или только около 0,12%. Среди диких сородичей культурных растений имеются виды, обладающие такими свойствами, которые слабо выражены или отсутствуют у современ-

ных сортов. Например, некоторые виды пырея хорошо растут на засоленных почвах, в то время как пшеница не выносит засоления. Пшеница — однолетний злак, пырей — растение многолетнее. Наибольший интерес для скрещивания с пшеницей представляет пырей сизый (*Agropyrum glaucum*). Он обладает комплексом полезных признаков: высокой зимостойкостью (хорошо зимует при температуре — 40—45 °С и полном отсутствии снега), высокой устойчивостью к грибным болезням, высоким содержанием белка в зерне (20—22%), большой продуктивной кустистостью и многоцветковостью (до 13 цветков в колоске), хорошей озерненностью колосьев (до 5000 зерен на одно растение) и другими признаками. Этот ближайший дикий родич пшеницы очень широко распространен на земном шаре, что указывает на его высокую приспособленность к произрастанию в различных условиях.

Все современные сорта сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) поражаются вирусной желтухой. В то же время дикие виды этого растения (*B. maritima*, *B. intermedia* и др.) полностью устойчивы к этому заболеванию и поэтому используются для гибридизации.

Считается, что новые агрессивные расы наиболее опасных заболеваний будут в дальнейшем обладать способностью поражать большое число сортов. Специализация паразитов пойдет в направлении поражения более крупных таксономических единиц. Поэтому в будущем в селекции на иммунитет огромное значение будет принадлежать отдаленной гибридизации, способной разрывать сопряженность растения-хозяина и паразита.

Один из самых опасных вредителей культурного винограда (*Vitis vinifera*) — филлоксера (*Phylloxera vitifoliae*). Она наносит виноградарству огромный ущерб. Листья, поврежденные филлоксерой, теряют способность к ассимиляции, рост побегов прекращается, корни при повреждении перестают расти, и куст погибает. Молодые виноградники, зараженные этим вредителем, обычно гибнут до вступления в плодоношение. Филлоксера распространяется с посадочным материалом, с помощью ветра, водой, орудиями обработки почвы, через тару и т. д. Но среди диких видов винограда имеются формы, устойчивые к этому вредителю, их можно использовать в селекции.

Современные сорта культурного подсолнечника поражаются склеротинией (*Sclerotinia libertiana*), ложной мучнистой росой (*Plasmopara helianthi*) и повреждаются гелихрисовой тлей (*Brachicandus helichris*). Однако многие дикие виды рода *Helianthus* проявляют полную устойчивость к этим заболеваниям и не поражаются гелихрисовой тлей.

Внутривидовые скрещивания у культурного картофеля (*Solanum tuberosum*) успешно используют для выведения сортов урожайных, раннеспелых и устойчивых к обычной расе картофельного рака (*Synchytrium endobioticum*). Но создать на основе скрещивания в пределах этого вида сорта, устойчивые к фитотфоре (*Phytophthora infestans*) и ее многочисленным специализированным физиологическим расам, агрессивным расам рака, вирусным забо-

леваниям, к вредителям — картофельной нематодe (*Heterodera rostochiensis*) и колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata*), а также морозостойкие и двуурожайные сорта оказались невозможны, так как подходящих исходных форм среди *Solanum tuberosum* не было. Для этого потребовалось вовлечение в скрещивание диких видов рода *Solanum*, таких, как *S. demissum*, *S. andigenum*, *S. acaule* и др.

В ряде случаев сорта с ценными хозяйственно-биологическими свойствами на основе отдаленной гибридизации создают путем скрещивания между собой культурных видов или ролов растений. Озимая рожь в сравнении с озимой пшеницей более зимостойка. Для использования этого ее свойства скрещивают два рода и получают пшенично-рожные гибриды. Для повышения содержания белка у пшеницы мягкой (*Triticum aestivum*) ее скрещивают с пшеницей твердой (*Triticum durum*). Высокая продуктивность колоса сортам мягкой и твердой пшеницы придается путем скрещивания их с пшеницей английской (*Triticum turgidum*).

Обнаруженная П. М. Жуковским в 1929 г. в Закавказье пшеница *Triticum timopheevi* обладает комплексным иммунитетом почти ко всем заболеваниям пшеницы и не поражается шведской мухой. Поэтому ее используют в гибридизации с *T. aestivum* и *T. durum*. Кроме того, этот эндемичный для Закавказья вид пшеницы используется в качестве источника ЦМС, возникающей при скрещивании ее с пшеницей мягкой.

При отдаленной гибридизации идет сложный формообразовательный процесс. В результате рекомбинации генов появляются формы с такими признаками и свойствами, получение которых невозможно при внутривидовой гибридизации. Отдаленные гибриды очень часто отличаются повышенной мощностью развития, гигантским ростом, крупностью плодов и семян, зимостойкостью и засухоустойчивостью. Исключительно велико значение отдаленной гибридизации в создании сортов, устойчивых к болезням.

Огромное влияние на развитие теории и практики отдаленной гибридизации имели труды И. В. Мичурина. Он считал ее могущественным методом создания новых форм и сортов растений. И. В. Мичурин был первым биологом и селекционером, предвидевшим во всем размахе революционизирующее значение отдаленной гибридизации в изменении наследственности растений. «Будущее селекции, — писал он, — принадлежит отдаленной гибридизации». Используя отдаленную гибридизацию, И. В. Мичурин создал много новых сортов и форм плодовых культур. Им разработаны оригинальные приемы преодоления нескрещиваемости различных родов и видов растений.

Эволюция живых организмов на земле привела к дифференциации их на отдельные дискретные единицы. Основной единицей в общей системе эволюции организмов является *вид*. Особи одного вида обладают сходством между собой, легко скрещиваются и дают плодovитое потомство. Они приспособлены к жизни в определенных условиях и вследствие этого занимают тот или иной

район. Каждый вид сохраняет с другими родственными видами непрерывную связь, но в то же время не смешивается с ними и существует как определенная, обычно хорошо выделяемая систематическая единица.

В связи с географической, анатомо-морфологической, физиологической и генетической дифференциацией растений и животных на биологические виды отдаленная гибридизация как в природе, так и в селекционной практике встречает большие препятствия.

Причины ее в следующем:

- 1) географическая изоляция видов, разобщенность их ареалов;
- 2) препятствия к опылению у растений и осеменению у животных, связанные с несовпадением циклов размножения, особенностью строения половых органов, несовместимостью пыльцевых трубок и тканей пестика у растений и др.;
- 3) препятствия к оплодотворению, обусловленные несовместимостью генотипов сливающихся половых клеток или несовместимостью ядра и цитоплазмы. Последние, в свою очередь, могут вызывать нежизнеспособность или очень низкую жизнеспособность оплодотворенных яйцеклеток, погибающих обычно на ранних стадиях деления, или полное бесплодие, а также очень низкую плодовитость гибридов.

### **НЕСКРЕЩИВАЕМОСТЬ ВИДОВ, ЕЕ ПРИЧИНЫ И МЕТОДЫ ПРЕОДОЛЕНИЯ**

Главная причина нескрещиваемости видов растений обусловлена их генетической изоляцией, несовместимостью генотипов. Она проявляется в непроращении пыльцы или таком медленном ее проращении, что оплодотворения не происходит, а также в отсутствии слияния гамет и в ранней гибели образовавшегося зародыша.

Так как проращение пыльцевых трубок в тканях пестика различных видов может происходить по-разному, при отдаленной гибридизации обычно наблюдаются существенные различия в числе завязывающихся семян при реципрокных скрещиваниях. Например, установлено, что при гибридизации пшеницы с пыреем в качестве материнского растения лучше брать пшеницу. В этом случае количество завязывающихся гибридных семян достигает 25—90%. Когда же материнским растением служит пырей, гибридные зерна завязываются лишь в единичных цветках. В одном из скрещиваний озимой пшеницы с рожью в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока удачное завязывание гибридных семян составляло в комбинации озимая пшеница  $\times$  рожь 60,5%, а в обратной комбинации (рожь  $\times$  озимая пшеница) — только 3,6%. При скрещивании твердой пшеницы с мягкой в среднем в 50—70% случаев оплодотворение удачное, в реципрокной же комбинации эта величина обычно снижается до 40—60%. При прямом скрещивании зерно получается крупное, сильно сморщенное,

многие зерна имеют неразвитый зародыш, всхожесть у них низкая. При обратном скрещивании зерно образуется короткое, мелкое, хорошо выполненное, с развитым эндоспермом и зародышем и отличается высокой всхожестью.

На скрещиваемость видов могут оказывать влияние температура, влажность воздуха, а также возраст растений и степень развития генеративных органов. При благоприятных внешних условиях процент оплодотворения может повышаться. При скрещивании ячменя с элимусом гибридные зародыши хорошо формируются, если последний берется в качестве отцовской формы. В обратной же комбинации образуется очень небольшое число зародышей.

При отдаленных скрещиваниях очень часто для получения даже нескольких нормально развитых семян приходится опылять много цветков. Известны случаи, когда у видов, отнесенных к совершенно нескрещиваемым, при очень большом числе опыленных цветков все же образовывались единичные гибридные семена.

Для преодоления нескрещиваемости растений пестики обрабатывают стимуляторами роста, культивируют на питательной среде выделенные семяпочки, предварительно воздействуют на родительские формы радиацией и химическими веществами, изменяют уровень плоидности родителей и т. д.

#### **Мичуринские методы преодоления нескрещиваемости растений.**

Ряд оригинальных методов преодоления нескрещиваемости растений при отдаленной гибридизации разработал и успешно применял И. В. Мичурин. К ним относятся: опыление смесью пыльцы, метод предварительного вегетативного сближения и метод посредника.

Гибриды между яблоней и грушей, вишней и черемухой, айвой и грушей, абрикосом и сливой были получены при *опылении смесью пыльцы*, взятой с растений разных видов и родов. По-видимому, выделения разнообразной пыльцы, наносимой на рыльце цветков материнского растения, усиливают ферментативные процессы, что способствует прорастанию пыльцы опылителя. В некоторых случаях прорастание пыльцы отцовской формы стимулировалось добавлением пыльцы материнского растения. Так, при скрещивании розы с шиповником И. В. Мичурин не смог получить семян. Но при добавлении к пыльце шиповника пыльцы розы образовывались семена, и из них вырастали гибридные растения.

Метод предварительного вегетативного сближения заключается в прививке растений разных видов, которые обычным путем не скрещиваются. При сращивании тканей привитых растений может изменяться химический состав генеративных органов, в результате чего стимулируется прорастание пыльцевых трубок одного вида в пестике цветка другого вида. Используя этот метод, черенки молодых сеянцев прививают в крону взрослого дерева, например рябины на грушу, яблони на грушу и т. д. В таких черенках через несколько лет их совместного произрастания на привитом растении происходят определенные биохимические изменения, позволяющие затем произвести удачное скрещивание.

Метод предварительного вегетативного сближения иногда применяется для преодоления нескрещиваемости и при отдаленной гибридизации полевых культур. Например, для получения гибридов между пшеницей мягкой и элимусом (*Elymus agenarius*), пшеницей и рожью и др.

Метод посредника И. В. Мичурин предложил использовать в тех случаях, когда два нужных вида непосредственно не скрещиваются между собой, но их можно вовлечь в гибридизацию путем ступенчатого скрещивания. Предположим, что вид *A* не скрещивается с отдаленным видом *B*, но последний довольно легко скрещивается с третьим, более близким видом *C*. Тогда сначала скрещивают виды *B* и *C* между собой, а затем полученный гибрид, называемый посредником, скрещивают с видом *A*.

Метод посредника был применен И. В. Мичуриным при гибридизации культурного южного персика (*Persica vulgaris*) с диким миндалем-бобовником (*Amygdalus nana*). Все сорта культурного крупноплодного южного персика при произрастании в средней полосе России вымерзают, а дикий миндаль-бобовник в таких же условиях растет в лесах, по берегам рек и переносит любые морозы. Скрестить эти два далеких вида для придания культурному персику морозостойкости дикого миндаля И. В. Мичурину не удалось. Тогда он скрестил растения высокорослой монгольской разновидности дикого миндаля (*Amygdalus nana monholica*) с дикорастущим в США персиком Давида (*Prunus davidiana*). Получились жизнеспособные семена, из которых выросли выносливые гибридные растения. Полученный таким путем промежуточный гибрид И. В. Мичурин назвал посредником. Гибрид-посредник довольно легко скрещивался с культурным персиком.

Метод посредника применяется при отдаленной гибридизации некоторых однолетних культур, в частности картофеля. Дикий вид картофеля *Solanum bulbocastanum* устойчив ко всем известным агрессивным расам фитогфторы, но он не скрещивается с сортами культурного картофеля. Для преодоления нескрещиваемости этих видов применяют метод посредника: *Solanum bulbocastanum* скрещивают с *S. acaule*, полученный таким образом гибрид-посредник скрещивают с *S. tuberosum*. При этом удается получать, хотя и в очень небольшом количестве, нормально развитые семена.

## **БЕСПЛОДИЕ ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ, ЕГО ПРИЧИНЫ И СПОСОБЫ ПРЕОДОЛЕНИЯ**

Отдаленные гибриды первого поколения, как правило, бывают бесплодными или имеют очень низкую плодовитость. Пониженной плодовитостью характеризуются в некоторых случаях и отдаленные гибриды старших поколений. Чем дальше отстоят друг от друга в систематическом и генетическом отношении скрещиваемые виды и роды, тем более выражено бесплодие гибридов между ними. Вегетативные органы у отдаленных гибридов первого поколения обычно хорошо развиты, иногда они даже отличаются повышенной

мощностью, а развитие и функционирование генеративных органов сопровождается нарушениями.

На основе цитогенетического изучения поведения хромосом в мейозе различных отдаленных гибридов Г. Д. Карпеченко предложил классифицировать отдаленные скрещивания на две группы: конгруэнтные (от лат. *congruentis* — соответствовать, совпадать) и инконгруэнтные. *Конгруэнтными* он назвал скрещивания близких видов, в которых родительские формы имеют «соответственные» наборы хромосом, способные комбинироваться у гибридов без понижения жизнеспособности и фертильности. В качестве конгруэнтных можно привести скрещивания двух видов овса: *Avena sativa* ( $2n=42$ )  $\times$  *Avena byzantina* ( $2n=42$ ) или двух видов пшеницы: *Triticum durum* ( $2n=28$ )  $\times$  *T. dicoccum* ( $2n=28$ ).

К *инконгруэнтным* Г. Д. Карпеченко отнес такие скрещивания, когда родительские формы имеют «несоответственные» наборы хромосом или разное их число, либо когда их различия связаны с цитоплазмой, а также то и другое одновременно. Результатом указанных явлений бывает неправильный мейоз, полная или частичная стерильность, ненормальное развитие гибридов  $F_1$ , а также большей части гибридов старших поколений. Непосредственные причины бесплодия отдаленных гибридов следующие.

1. Недоразвитие генеративных органов. Чаще всего недоразвитыми бывают пыльники, иногда они совсем не раскрываются. В некоторых случаях не способны функционировать и женские генеративные органы.

2. Нарушения мейоза, приводящие к образованию в различной степени нежизнеспособной пыльцы и аномальных яйцеклеток. Нередко у одного и того же гибрида не раскрываются пыльники и образуется аномальная пыльца.

Рассмотрим основные причины стерильности отдаленных гибридов, связанные с нарушением микро- и макроспорогенеза.

**Разное число хромосом у скрещиваемых видов, приводящее к образованию унивалентов.** При скрещивании разнохромосомных видов у гибридов  $F_1$  нарушается парность хромосом, в результате чего образуются нежизнеспособные гаметы. Рассмотрим этот случай на примере скрещивания пшеницы мягкой ( $2n=42$ ) с твердой ( $2n=28$ ). В соматических клетках у таких гибридов будет 35 хромосом ( $21+14$ ). При гаметогенезе 14 хромосом одного вида конъюгируют с 14 хромосомами другого, образуя 14 бивалентов; 7 хромосом мягкой пшеницы, не находя себе партнеров, остаются одиночными, их называют *унивалентными*, или *унивалентами* (рис. 105). В анафазе I мейоза бивалентные хромосомы расходятся в дочерние клетки поровну, в каждую по 14. Унивалентные же 7 хромосом, оказавшись «лишними», будут случайно распределяться между сортами в разных количествах. Таким образом, гаметы могут иметь разное число хромосом: 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20 и 21. Большинство из них с избытком или недостатком хромосом по сравнению с числом, свойственным данному виду, оказываются нежизнеспособными. Это и определяет высокую стериль-

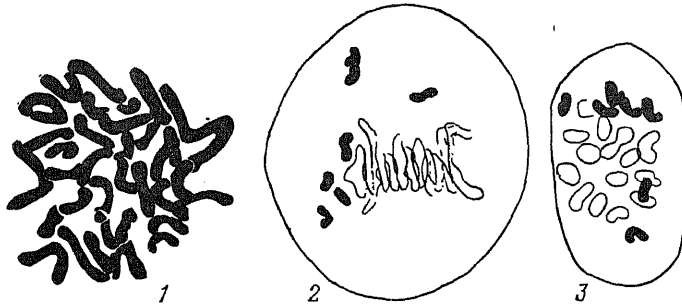


Рис. 105. Неправильное течение мейоза и образование унивалентных хромосом у гибридов от скрещивания разнохромосомных видов пшениц:

1 — 35 хромосом в соматических клетках гибрида *T. aestivum* × *T. durum*; 2—3 — образование у него в мейозе 14 бивалентов (белые) и 7 унивалентов (черные) (2 — вид сверху, 3 — вид сбоку).

ность, свойственную гибридам  $F_1$  между пшеницей мягкой и твердой.

При слиянии жизнеспособных гамет с разными числами хромосом образуются гибриды  $F_2$ , в клетках которых содержится от 28 до 42 хромосом. Чем меньше у этих гибридов число хромосом отклоняется от данных цифр, т. е. чем меньше выражена у них анеуплоидность, тем они более плодовиты. Наиболее жизнеспособными будут гибриды с числом хромосом 28 и 42, а затем анеуплоиды с 27—29 и 41—43 хромосомами. В последующих поколениях при самоопылении гибридов число анеуплоидных растений будет быстро уменьшаться, а число растений с хромосомными наборами исходных видов возрастать. По внешнему виду 42-хромосомные гибриды окажутся похожими на пшеницу мягкую, а 28-хромосомные — на твердую. Но это сходство не будет полным. В результате рекомбинации целых хромосом и обмена их участками во время конъюгации 42-хромосомные гибриды будут иметь отдельные признаки пшеницы твердой, а 28-хромосомные — мягкой.

**Отсутствие или нарушение конъюгации хромосом у гибридов  $F_1$  при равном их числе у скрещиваемых видов.** Гибриды  $F_1$  могут быть полностью или большей частью стерильными и в том случае, когда скрещиваемые виды или роды имеют равное число хромосом. Установлено, например, что культурный подсолнечник *Helianthus annuus* ( $2n=34$ ) совсем не скрещивается с многими многолетними диплоидными видами ( $2n=34$ ) этого рода — *H. orgialis*, *H. giganteus*, *H. mollis* и некоторыми другими, но сравнительно легко скрещивается с гексаплоидными ( $2n=102$ ) видами — *H. tuberosus*, *H. rigidus* и др. При этом они могут быть столь отдаленными, что хромосомы гибридов  $F_1$  не способны к конъюгации между собой. В других случаях конъюгация происходит, но она неполная и сопровождается большим числом нарушений.

Непосредственными причинами нарушения нормальной конъюгации хромосом у отдаленных гибридов  $F_1$  являются различные



хромосомные аберрации: инверсии, транслокации и т. д., в результате которых у разных видов в процессе эволюции изменяется состав и порядок расположения генов в соответствующих хромосомах и нарушается их парность.

Несмотря на парность и частичную гомологичность хромосом, они имеют большие структурные различия. Конъюгация хромосом у таких гибридов хотя и происходит, но протекает неправильно: образуется большое число поливалентов и унивалентов. Следствием этого бывает неравномерное распределение хромосом между дочерними клетками во время мейоза, образование маложизнеспособных гамет и стерильность большинства гибридов, например от скрещивания *Triticum durum* ( $2n=28$ )  $\times$  *T. timopheevi* ( $2n=28$ ), *T. aestivum* ( $2n=42$ )  $\times$  *Agropyrum glaucum* ( $2n=42$ ), *Raphanus sativus* ( $2n=18$ )  $\times$  *Brassica oleracea* ( $2n=18$ ) и др.

**Несовместимость хромосом одного вида с цитоплазмой другого вида.** Причиной стерильности гибридов  $F_1$  может быть несовместимость хромосом и цитоплазмы скрещиваемых видов. Хромосомы одного вида в цитоплазме другого из-за биохимического несоответствия могут утрачивать способность к нормальной репликации, вследствие чего подавляется митоз. При скрещивании *Drosophila littoralis* с *D. virilis* митоз идет без нарушений и развиваются нормальные гибриды; в реципрокном же скрещивании хромосомы *D. littoralis* в плазме *D. virilis* не могли удваиваться, наблюдалась депрессия митоза, хромосомы распределялись неправильно и появлялись уродливые гибриды. При скрещивании двух видов хлопчатника, *G. hirsutum*  $\times$  *G. raimondii*, оплодотворения не происходит, в обратной же комбинации, когда в качестве материнской формы берется *G. raimondii*, семена завязываются. Несовместимость ядра и цитоплазмы при отдаленной гибридизации у некоторых растений (пшеница, табак и др.) приводит к возникновению мужской цитоплазматической стерильности.

**Неспособность к взаимозаменяемости отдельных хромосом у гибридов скрещиваемых видов.** Конъюгация хромосом может происходить нормально с полным образованием бивалентов, но гибриды  $F_1$  бывают тем не менее низкоплодовитыми, а в  $F_2$  наряду с нормальными образуется много маложизнеспособных и уродливых растений. Такое явление наблюдал А. Н. Лутков при скрещивании гороха посевного *Pisum sativum* ( $2n=14$ ) с палестинским *P. humili* ( $2n=14$ ). В  $F_2$  этого скрещивания появлялись растения без листьев и прилистников и с другими уродствами, все они погибали в ранние периоды развития.

Цитологический анализ показал, что у таких нежизнеспособных гибридов имелся нормальный диплоидный набор хромосом. Следовательно, у этих видов отдельные хромосомы, сохраняя способность к конъюгации и образованию бивалентов, оказались генетически настолько различными, что не могли функционировать при рекомбинации в процессе мейоза.

Следует сказать, что у одних гибридов  $F_1$  стерильность может проявляться как результат действия какой-либо одной из указан-

ных причин, у других же она может обуславливаться двумя или даже большим их числом. Иногда в особо важных случаях при скрещивании очень отдаленных видов гибридные зародыши отделяют от эндосперма и выращивают в стерильных условиях на искусственных средах. Только таким путем в лаборатории Н. В. Цицина удалось осуществить гибридизацию между пшеницей и элимусом. С использованием культуры зародышей недавно были получены первые межродовые гибриды ячменя и пшеницы.

Для преодоления стерильности гибридов  $F_1$  применяют следующие методы.

1. *Опыление пыльцой одной из родительских форм.* Это один из наиболее часто применяемых приемов. Его широко используют в гибридизации пшеницы с рожью, пшеницы с пыреем, пшеницы мягкой с твердой и т. д. Недостаток этого метода, применявшегося еще Кельрейтером, — возврат в последующих гибридных поколениях к признакам и свойствам той родительской формы, пыльцой которого производилось повторное опыление. Например, при бек-кроссировании  $F_1$  пшенично-ржаных гибридов пшеницей восстанавливается их плодовитость. Но степень гибридности с каждым возвратным скрещиванием уменьшается, в последующих поколениях идет расщепление, в результате которого полностью восстанавливаются видовые свойства пшеницы и исчезают морфологические, а также почти все хозяйственно-биологические признаки ржи. Подобное явление наблюдается и при опылении пшенично-пырейных гибридов пыльцой пшеницы. Поэтому сорта озимой пшеницы, получаемые на основе пшенично-ржаных и пшенично-пырейных скрещиваний, по внешнему виду ничем не отличаются от обычных негибридных сортов.

Г. В. Пустовойт отмечает, что при повторном опылении подсолнечниково-топинамбурных гибридов  $F_1$  и  $F_2$  пыльцой подсолнечника у гибридов старших поколений утрачивается иммунитет к ложной мучнистой росе.

2. *Удвоение числа хромосом для получения амфидиплоидов со сбалансированным числом хромосом.* Этот метод, подробно разобранный в предыдущей главе, в подавляющем большинстве случаев позволяет надежно преодолевать бесплодие различных отдаленных гибридов  $F_1$ . Однако удвоение числа хромосом у отдаленных гибридов во многих случаях не обеспечивает высокой плодовитости полученных амфидиплоидов в последующих поколениях. Различная степень фертильности искусственных амфидиплоидов зависит от сродства хромосом в обоих наборах. При образовании только бивалентов фертильность бывает высокой, возникновение мультивалентов ведет к резкому ее снижению. Образовавшиеся при удвоении числа хромосом константно-промежуточные аллополиплоиды, отличаясь большим постоянством признаков, очень трудно поддаются дальнейшему улучшению под влиянием прямого отбора. Практическое их использование связано, как правило, с применением скрещиваний между собой или с обычными сортами.

Метод удвоения числа хромосом дает возможность устранять стерильность, вызываемую различными нарушениями мейоза, но не может устранить тех глубоких аномалий, которые вызываются недоразвитием генеративных органов.

## ОСОБЕННОСТИ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ В ПОТОМСТВЕ ОТДАЛЕННЫХ ГИБРИДОВ

Для отдаленных гибридов  $F_1$  в целом характерен промежуточный тип наследования. По фенотипу часть гибридов бывает похожа на одну родительскую форму, часть на другую, у некоторых же из них развиваются совершенно новые признаки. При скрещивании культурных видов с дикими, как правило, доминируют признаки диких. Например, у гибридов  $F_1$  от скрещивания подсолнечника с топинамбуром проявляется полный иммунитет к заболеваниям, около 96% их оказываются многолетними формами. У пшенично-пырейных гибридов  $F_1$  доминируют признаки пырея: многолетний образ жизни, высокая морозостойкость, устойчивость к грибным болезням, длинный рыхлый колос, прочная соломина. При скрещивании культурных видов картофеля с дикими гибриды обычно имеют длинные столоны, мелкие клубни и отличаются очень небольшой продуктивностью. Для их окультуривания проводят до пяти—восьми повторных скрещиваний с культурными сортами. У растений первого поколения межвидовых гибридов проявляется гетерозис (рис. 106).

В  $F_2$  и последующих поколениях отдаленных гибридов идет очень широкий, сложный и бурный формообразовательный процесс. Г. К. Мейстер, изучая формообразование пшенично-ржаных гибридов, обнаружил среди них много редких разновидностей и форм, совершенно не встречающихся среди распространенных видов пшеницы.

Особенности формообразовательного процесса при отдаленной гибридизации растений лучше всего изучены Н. В. Цициным и Г. Д. Лапченко в скрещивании пшеницы с пыреем. Гибриды от скрещивания пшеницы мягкой ( $2n=42$ ) с пыреем сизым *Agropyrum glaucum* ( $2n=42$ ) при повторном опылении пшеницей в  $F_2$ — $F_3$  и старших поколениях дают большое разнообразие константных форм. По типу колоса и числу хромосом их условно разделяют на три группы: 1) 42-хромосомные гибриды с пшеничным типом колоса; 2) 56-хромосомные гибриды с промежуточным типом колоса; 3) 42- и 56-хромосомные гибриды с пырейным типом колоса.

42-хромосомные ППГ в хромосомном комплексе имеют лишь отдельные гены пырея. Поэтому они мало отличаются от обычных сортов пшеницы, хотя по таким признакам, как продуктивность, устойчивость к полеганию и некоторым заболеваниям, иногда имеют перед ними преимущества. 56-хромосомные ПППГ с промежуточным типом колоса в отличие от 42-хромосомных ППГ имеют в соматических клетках 14 хромосом пырея и, следовательно, обладают большим числом его признаков.

Рис. 106. Гетерозис при скрещивании двух видов подсолнечника *Helianthus leptoculularis* × *H. annuus* (сорт 8831) в опытах Г. В. Пустовойт.



Скрещивание 56-хромосомных ППГ между собой, а также гибридизация их с пшеницей и ржано-пшеничными амфидиплоидами (РПА) дают огромный спектр изменчивости. Возникают формы, многие из которых не известны ни в культуре, ни в диком виде: 42-хромосомные высокопродуктивные пшеничного типа; пшенично-пырейные и пырейно-пшеничные формы, обладающие комплексным иммунитетом ко многим заболеваниям; формы с вертикальным расположением листьев, т. е. признаком, который может резко повысить фотосинтетическую способность будущих сортов; формы, обладающие ЦМС и одновременно открытым типом цветения, сходные по этому признаку с рожью; формы с крупным колосом ржи, но закрытым, как у пшеницы, типом цветения; ветвистоколосые и другие формы вида *T. turgidum* и т. д.

**Многородовая и многовидовая гибридизация.** Установление возможности скрещивания 56-хромосомных ПППГ с рожью привело к созданию трехродовых гибридов.

Путем трехродовой гибридизации удалось получить оригинальные константные крупно- и плотноколосые высокобелковые формы, обладающие высокой зимостойкостью, с толстой и прочной соломиной, устойчивые к грибным заболеваниям. В результате сложной ступенчатой межродовой гибридизации *T. polanicum* × (*T. durum* × дикорастущая многолетняя рожь) в Академии наук Азербайджанской ССР был получен сорт озимой твердой пшеницы Кяхраба 10-6.

Многовидовая гибридизация широко используется голландскими селекционерами для создания сортов картофеля, обладающих комплексным иммунитетом к фитофторе, вирусам и нематоды. Для получения устойчивости к вирусу X используют *S. acaule* и *S. andigenum*, к вирусу Y — *S. stoloniferum* и *S. chacoense*. Особенно устойчивыми к картофельной нематоды оказались сеянцы, полученные при введении в скрещивание *S. vernei*. В Голландии выращены сеянцы и выведено несколько сортов картофеля, обладающих устойчивостью к ряду заболеваний и нематоды. В результате скрещивания трех видов: *S. tuberosum*, *S. andigenum* и *S. demis-*

sum в ВИРе получен сорт Детскосельский, устойчивый к нескольким заболеваниям.

**Отдаленная гибридизация и мутагенез.** При отдаленной гибридизации, как установлено исследованиями последних лет, значительно повышается эффективность мутагенных воздействий. Оказалось, что 42-хромосомные ППГ пшеничного типа имеют значительно большую мутабельность по сравнению с обычными линейными и гибридными сортами пшеницы. Исключительно высокой оказалась мутабельность 56-хромосомных ПППГ. При облучении семян этих гибридов гамма-лучами, тепловыми нейтронами, а также при обработке их этиленимином в  $M_2$  выделяется в среднем около 17% мутантов 42-хромосомного пшеничного типа. Среди них очень много высокопродуктивных, крупноколосых, высокобелковых, устойчивых к болезням, с прочным коротким стеблем, полукарликовых и других форм.

**Синтез и ресинтез видов.** Путем скрещивания различных видов и родов растений и использования полиплоидии можно создавать новые, не существующие в природе формы растений (*Triticale*, *Raphanobrassica*, 56-хромосомные константно-промежуточные ПППГ, пшеничные амфидиплоиды А. Р. Жебрака). От обычных естественных видов они отличаются тем, что не прошли через естественный отбор и не заняли определенного ареала. Но в процессе длительного, естественного и искусственного отбора и гибридизации они могут дать начало новым видам.

Используя отдаленную гибридизацию в сочетании с полиплоидией, можно не только синтезировать новые, но и искусственно воссоздавать уже существующие виды растений. Экспериментальное восстановление существующих видов на основе рекомбинации геномов известных форм получило название ресинтеза видов. В процессе работы по ресинтезу видов восстанавливаются вероятные пути, которыми шла эволюция видовых систем, и выясняется значение в ней отдаленной гибридизации.

Возможность ресинтеза видов впервые в начале 30-х годов была доказана шведским генетиком А. Мюнтцингом. Ему удалось воссоздать в эксперименте процесс образования одного из видов пикульника (*Galeopsis*). Известно несколько видов этого рода, и среди них *Galeopsis tetrahit* ( $2n=32$ ), *G. speciosa* ( $2n=16$ ), *G. pubescens* ( $2n=16$ ). Мюнтцинг скрестил *G. speciosa* с *G. pubescens*, но гибриды  $F_1$  между ними оказались почти бесплодными. В  $F_2$  было лишь одно растение, которое оказалось триплоидом ( $2n=24$ ). Это растение повторно опылили пыльцой *G. pubescens*. Полученные семена дали нормально плодовитые растения, очень похожие на *G. tetrahit* и имеющие одинаковое с ним число хромосом. Этот искусственный аллополиплоид, легко скрещивающийся с естественным *G. tetrahit*, был назван *G. pseudotetrahit*.

В 1928 г. Д. Клаусен высказал предположение о происхождении табака *Nicotiana tabacum* ( $2n=48$ ) от скрещивания двух видов *N. silvestris* ( $2n=24$ ) и *N. tomentosa* ( $2n=24$ ) с последующим удвоением хромосом. В начале 30-ю годов Д. Костов реализовал эту

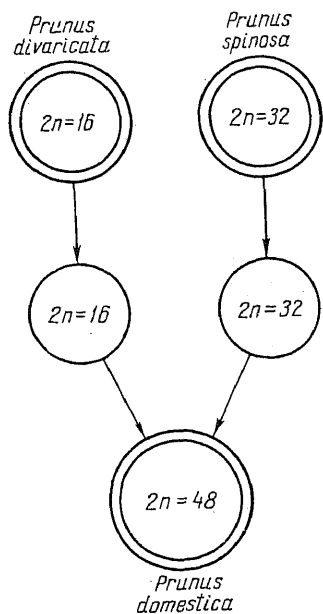


Рис. 107. Схема ресинтеза культурной сливы.

существовало. При скрещивании терна *P. spinosa* ( $2n=32$ ) с алычой *P. divaricata* ( $2n=16$ ) В. А. Рыбин получил одно константное нормально плодовитое растение, ничем по фенотипу не отличающееся от культурной сливы. Цитологический анализ показал, что этот гибрид имел такое же, как и у сливы, число хромосом ( $2n=48$ ). Следовательно, культурная слива — естественный аллополиплоид, происшедший от скрещивания терна и алычи с последующим удвоением числа хромосом (рис. 107).

Гипотеза о возможном происхождении длинноволокнистых новосветских видов хлопчатника как амфидиплоидов между азиатскими и дикими американскими видами, высказанная на основе цитологических исследований, была подтверждена экспериментально. В скрещивании *Gossypium barbadense* ( $2n=52$ ) с *G. thurberi* ( $2n=26$ ) и гибрида  $F_1$  ( $2n=39$ ) с *G. arboreum* ( $2n=26$ ) получили тригеномный гибрид, морфологически сходный с *G. barbadense* и имеющий одинаковое с ним число хромосом ( $2n=52$ ).

В последние годы было расшифровано происхождение основной зерновой культуры мира — пшеницы мягкой *Triticum aestivum*. Так как ни в центрах происхождения, ни при археологических раскопках дикий предок этого вида обнаружен не был, утвердилось представление о гибридном происхождении пшеницы мягкой. Эта пшеница — гексаплоид ( $2n=42$ ), геномный состав которого принято обозначать формулой *AABBDD*. Ее наборы хромосом *A* и *B* соответствуют геномам *A* и *B* видов тетраплоидных 28-хромосомных

гипотезу, ресинтезировав *N. tabacum*. Гибрид от скрещивания *N. silvestris* × *N. tomentosa* он опылил пыльцой материнской формы *N. silvestris*. В этом скрещивании было обнаружено триплоидное растение ( $3n=36$ ), после опыления которого пыльцой *N. tomentosa* получили константный аллополиплоид, сходный по фенотипу с *N. tabacum* и имеющий такое же число хромосом ( $2n=48$ ). Схематически ресинтез может быть записан так:  $\{[N. silvestris (2n=24) \times N. tomentosa (2n=24)] \times N. silvestris (2n=24)\} \times N. tomentosa \rightarrow N. tabacum$ .

Происхождение культурной сливы *Prunus domestica* долгое время оставалось для плодоводов загадкой. Многолетние поиски дикого предка этого вида оказались безрезультатными. В. А. Рыбин, а также М. Крен и У. Лоуренс показали, что культурная слива произошла от скрещивания терна и алычи с последующим удвоением числа хромосом, и дикого предка у нее, таким образом, не

форм пшеницы (*AABB*). Г. Кихара и Э. Сирс предположили, что геном *A* происходит от дикой однозернянки *T. boeoticum* ( $2n=14$ ), а геном *B*—от *Aegilops speltoides* ( $2n=14$ ). Этот вид эгилопса занимает в Малой Азии примерно тот же ареал и, произрастая вместе с однозернянкой, скрещивается с ней. Так возникали тетраплоидные формы, а затем виды пшеницы. Следовательно, каждый из этих видов внес в образование тетраплоидной пшеницы по одному геному.

Происхождение генома *D* долгое время оставалось неясным. Г. Кихара в результате длительных исследований установил, что геном *D* пшеницы мягкой принадлежит *Aegilops squarrosa*. Путем скрещивания с ним дикой тетраплоидной пшеницы *T. dicoccoides* ( $2n=28$ ) и при последующем удвоении числа хромосом Э. Сирс получил 42-хромосомную форму. Эта синтетическая пшеница оказалась очень похожей на *T. aestivum*. Она относится к подвиду *spelta* ( $2n=42$ ), легко скрещивается с природной полбой и с обычными сортами пшеницы мягкой: получают высокоплодовитые гибриды; мейоз у них идет нормально. Таким образом, предположение о происхождении генома *D* от *A. squarrosa* экспериментально подтвердилось. Следовательно, пшеница мягкая — это аллополиплоид, ее происхождение связано с гибридизацией трех видов злаков в сочетании с полиплоидией (рис. 108).

Современные методы изучения электрофоретических спектров белков семян и *G*-исчерченности хромосом подтвердили принадлежность геномов *A* и *D* пшеницы мягкой соответственно видам *T. boeoticum* и *A. squarrosa*. В то же время участие *A. speltoides* в качестве донора генома *B* гексаплоидной пшеницы не подтвердилось. Считается, что донор генома *B* гексаплоидных форм пшеницы или вымер, или претерпел значительные структурные изменения,

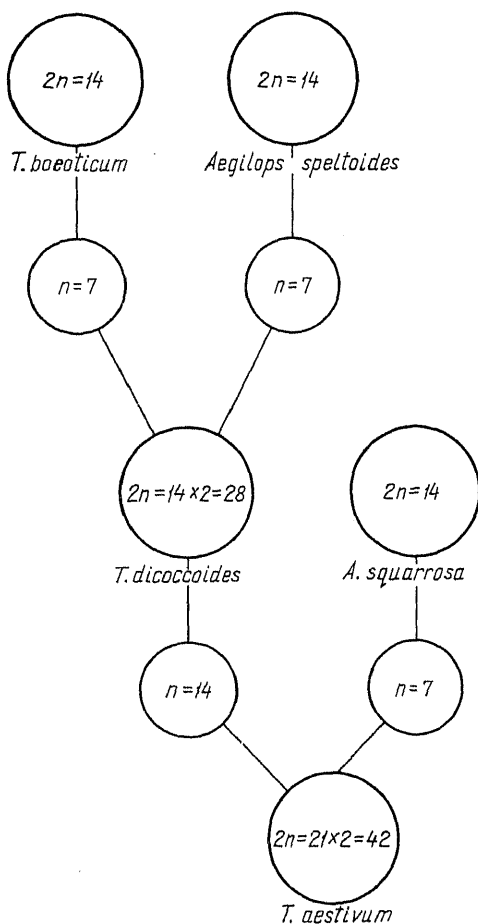


Рис. 108. Схема вероятного происхождения мягкой пшеницы.

находясь длительное время в составе полиплоидной пшеницы мягкой.

Ресинтез пшеницы мягкой имеет не только выдающееся теоретическое значение, но и представляет большой практический интерес. Ставится задача создать новую, синтетическую, пшеницу мягкую, лучшую, чем природная. Для этого начаты опыты по введению в пшеницу мягкую генома *A. squarrosa* от таких форм, которые не поражаются ржавчиной, мучнистой росой и отличаются повышенной холодостойкостью. Работы в этом направлении проводят в генетических учреждениях Японии, Канады, Англии, США и Индии.

**Транслокации и перенос генов при отдаленной гибридизации.** Если при гибридизации культурного вида с диким от последнего передается путем добавления или замещения целый геном или несколько хромосом, наряду с нужными признаками в большинстве случаев привносятся нежелательные или даже вредные. Чтобы этого избежать, было предложено использовать транслокации небольших участков хромосом, несущих гены нужных признаков дикого вида. Данный метод впервые применил Э. Сирс для переноса небольшого участка хромосомы, обуславливающего устойчивость к *Puccinia triticina*, от *Aegilops umbellulata* к *T. aestivum*.

Полученная линия послужила основой для выведения устойчивого к листовой ржавчине сорта Transfer. Подобным же методом мягкой пшенице была передана устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis*) от *Agropyrum elongatum* ( $2n=70$ ).

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ**

Отдаленная гибридизация довольно широко применяется в селекции растений. Первыми ее стали использовать на практике советские селекционеры. Огромное влияние на развитие отдаленной гибридизации оказали работы И. В. Мичурина, используемые им методы и опыт создания ряда отдаленных гибридов плодовых культур. В 20-е годы в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Юго-Востока Г. К. Мейстер начал проводить гибридизацию озимой пшеницы с рожью и получил первые пшенично-ржаные гибриды. Пшенично-ржаные гибриды Эритроспермум 46/131 и Лютесценс 230 высевали в Поволжье на довольно значительных площадях. Здесь же А. П. Шехурдин на основе скрещивания мягкой и твердой пшеницы получил высококачественные сорта мягкой пшеницы Саррубра, Сарроза, Стекловидная I, Саратовская 29 и др.

В 1930 г. Н. В. Цицин в совхозе «Гигант» Ростовской области впервые в мире осуществил скрещивание пшеницы с пыреем. Совместно с Г. Д. Лапченко он получил несколько продуктивных, устойчивых к болезням и полеганию, зимостойких сортов. Новые короткостебельные, устойчивые к полеганию пшенично-пырейные гибриды выведены Г. Д. Лапченко в Московском селекцентре. Они



обладают потенциалом урожайности в условиях Нечерноземной зоны более 70 ц с 1 га. В Главном ботаническом саду АН СССР в результате скрещивания сорта Лютесценс 62 с пыреем сизым создан пшенично-пырейный гибрид Грекум 114, районированный в ряде областей Сибири. В этом же учреждении получены ценные для селекции формы многолетней и зерно-кормовой пшеницы, а также пшенично-элимусовые гибриды, содержащие в зерне до 24% белка.

Один из лучших в нашей стране сортов твердой яровой пшеницы Харьковская 46 выведен путем трехвидовой гибридизации [(*T. turgidum* × *T. dicossum*) × *T. durum*]. На основе межвидовой гибридизации созданы ценные сорта твердой пшеницы Ракета и Безенчукская 115. Ф. Г. Кириченко во Всесоюзном селекционно-генетическом институте, скрещивая озимую мягкую пшеницу с яровой твердой, получил несколько сортов озимой твердой пшеницы. Таким образом, путем отдаленной гибридизации в нашей стране создана, по существу, новая культура — озимая твердая пшеница.

Во Всесоюзном научно-исследовательском институте масличных культур от скрещивания лучших сортов подсолнечника с топинамбуром и некоторыми другими видами Г. В. Пустовойт получила гибриды, среди которых отобраны сорта, обладающие групповым иммунитетом к ржавчине, ложной мучнистой росе и склеротинии.

В конце 20-х годов в нашей стране впервые в мире С. М. Букасов и А. Я. Камераз начали работы по межвидовой гибридиза-



Рис. 109. Растения хлопчатника, выросшие на фоне сильного заражения вертициллезным увяданием:

1 — восприимчивый сорт С-4727; 2 — разновидность дикого мексиканского хлопчатника (*G. hirsutum* ssp. *mexicanum*); 3 — выносливый сорт Ташкент 1.

ции культурного картофеля с дикими южноамериканскими видами. С использованием этого метода выведено более 50 сортов, среди них — устойчивые к раку, фитофторе и некоторым видам вирусов. Отдаленная гибридизация картофеля успешно используется в США, Англии, Голландии и некоторых других странах.

Используя в гибридизации разновидность дикого мексиканского хлопчатника (*Mexicanum* var. *pergvosum*), в Институте экспериментальной биологии Академии наук Узбекской ССР вывели высокоустойчивые к вертициллезу сорта хлопчатника Ташкент 1 и Ташкент 3. На сильно зараженном фоне растения этих сортов в несколько раз меньше поражаются вилтом и дают на 20—25% более высокий урожай по сравнению с лучшим сортом 108-Ф (рис. 109).

Во Всесоюзном научно-исследовательском институте табака и махорки М. Ф. Терновский на основе сложной межвидовой гибридизации получил несколько сортов табака, занимающих более 85% общей площади этой культуры. Они обладают комплексным иммунитетом к наиболее распространенному вирусу табачной мозаики и таким вредоносным болезням табака, как корневая гниль и мучнистая роса. В результате внедрения этих сортов в производство сбор табачного листа в стране увеличился более чем в 2 раза.

На основе межсортовых гибридов кукурузы с теосинте получены самоопыленные линии с содержанием белка в зерне 16—17%, а от скрещивания сорго с суданской травой созданы высокоурожайные и высокобелковые сорго-суданковые гибриды.

Огромную роль отдаленная гибридизация сыграла в культуре сахарного тростника. В результате скрещивания культурного китайского сахарного тростника (*Saccharum officinarum*) с дикими иммунными к вирусам видами (*S. spontaneum* и др.) выход сахара был увеличен почти в 3 раза. Почти все современные сорта сахарного тростника получены в результате межвидовой гибридизации.

Отдаленная гибридизация с использованием полиплоидии, насыщающих (поглотительных) скрещиваний, транслокаций, чужеродного добавления и замещения хромосом — важный источник исходного материала для естественного и искусственного отборов в эволюции и селекции.

Для дальнейшего повышения эффективности отдаленной гибридизации необходимо разработать новые, более совершенные методы преодоления нескрещиваемости и стерильности гибридов, размножения гибридов с использованием культуры зародышей и тканей.

## ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС

### АУТБРИДИНГ И ИНБРИДИНГ

Существует два способа скрещивания: аутбридинг и инбридинг. *Аутбридинг* (от англ. outbreeding — неродственное разведение) — скрещивание особей, не родственных между собой. *Инбридинг* (от англ. inbreeding — близкородственное разведение) — скрещивание особей, находящихся между собой в близком родстве.

В применении к растениям в том же значении часто пользуются понятием *инцухт* (inzucht).

Среди огромного видового многообразия животных и растений наблюдаются различные степени выражения аутбридинга и инбридинга. Крайняя степень выражения инбридинга — самооплодотворение — свойственна большому числу растений и некоторым беспозвоночным животным. У многих видов организмов существуют биологические и генетические барьеры, препятствующие самооплодотворению и скрещиванию между близкородственными особями.

Известны случаи, когда скрещивание между сестринскими растениями не может происходить потому, что у них имеются аллели несовместимости.

Аутбридинг ведет к повышению наследственной изменчивости, инбридинг, наоборот, увеличивает гомозиготность, что обуславливает константность потомства в популяции. Поэтому вредное влияние инбридинга — *депрессию* — связывают обычно с переходом летальных или вредных генов в гомозиготное состояние.

Рассмотрим, как происходит уменьшение гетерозиготности и возрастание гомозиготности на примере размножения самоопыляющегося растения, гетерозиготного по одной паре аллелей. Допустим, что это растение имеет генотип  $Aa$  и производит четырех потомков —  $1AA : 2Aa : 1aa$ . Если принять коэффициент размножения для всех растений в последующих поколениях также равным четырем, то в рассматриваемой популяции число гомозиготных особей по поколениям будет непрерывно возрастать (табл. 19).

Как видим, доля гетерозигот в каждом инбредном поколении снижается в 2 раза, а доля гомозигот возрастает на такую же величину. В  $n$ -м инбредном поколении относительная численность гетерозигот может быть определена по формуле  $\left(\frac{1}{2}\right)^n$ . Следовательно, доля гомозигот выразится величиной  $1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n$ . Так, в де-

19. Снижение гетерозиготности и возрастание гомозиготности, в популяции, происходящей от одного моногибридного самоопыляющегося растения

Поколение	Соотношение генотипов			Процент гетерозиготности	Процент гомозиготности
	AA	Aa	aa		
$F_1$		1		100	0
$F_2$	1	2	1	50	50
$F_3$	6	4	6	25	75
$F_4$	28	8	28	12,5	87,5

сятом инбредном поколении на долю гетерозигот будет приходиться только  $\frac{1}{1024}$ , а на долю гомозигот —  $\frac{1023}{1024}$  всех особей потомства,

т. е. практически будет достигнута почти полная гомозиготность.

Из формулы  $1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n$  следует, что в любом инбредном поколе-

нии в популяции сохранится некоторая, хотя бы и очень небольшая доля гетерозиготных особей. Но эта формула определяет относительную долю гомозигот и гетерозигот в бесконечно большой популяции. В реальных естественных и селекционных популяциях, имеющих ограниченную численность особей, через некоторое достаточно большое число поколений наступит полная гомозиготность по данной паре аллелей. При этом скорость закрепления гомозиготности по этой паре аллелей будет возрастать по мере уменьшения величины популяции (рис. 110).

Мы рассмотрели возрастание гомозиготности в потомстве при крайней степени выражения инбридинга — самооплодотворении. При других менее сильно выраженных степенях инбридинга гомозиготность в популяции будет возрастать медленнее. Наиболее быстро гомозиготность возрастает при самооплодотворении, несколько медленнее этот процесс идет при скрещивании сибсов, т. е. братьев с сестрами, и еще более он замедляется при скрещивании особей, состоящих в отдаленном родстве. Исходя из сказанного, инбридинг можно определить как любую систему скрещивания, приводящую к повышению уровня гомозиготности.

Значительное число видов растений постоянно размножается путем самооплодотворения, т. е. при самой сильной степени близкородственного разведения. Для них инбридинг — нормальный, естественный способ оплодотворения. К ним относятся такие важные сельскохозяйственные культуры, как пшеница, рис, ячмень, овес, горох, чечевица, фасоль, томат, хлопчатник, сорго и др. Почти у всех самоопыляющихся культур в соответствующих условиях наблюдается небольшой процент аутбридинга. Но подавляющее большинство видов растений перекрестноопыляющиеся (из культурных — кукуруза, рожь, сахарная свекла, капуста, яблоня, виноград, слива, малина, земляника и др.). Для этих растений инбри-

динг — ненормальный способ оплодотворения, ведущий к депрессии и вырождению.

Изучению аутбридинга и инбридинга у растений было посвящено одно из основных произведений Ч. Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», вышедшее в 1876 г., в котором была показана роль перекрестного опыления в селекции и эволюции перекрестноопыляющихся и самоопыляющихся растений. Он доказал, что спонтанная и искусственная гибридизация — основные источники формообразования в эволюции и селекции всех организмов, в том числе и самоопыляющихся растений. Результаты,

полученные в опытах по изучению сравнительного действия перекрестного опыления и самоопыления на продуктивность и мощность растений, находились в полном соответствии с тем, к какой группе по способу опыления относились опытные растения. У перекрестноопыляющихся видов искусственное самоопыление сказывалось, как правило, резко отрицательно, у самоопылителей вреда от него Ч. Дарвин не наблюдал. Основываясь на данных своих опытов, он допускал возможность длительного существования сортов самоопыляющихся культур в производстве. Эти наблюдения и данные Ч. Дарвина полностью подтвердились в работах советских селекционеров. Без каких-либо видимых признаков снижения продуктивности свыше пятидесяти лет сохраняются в производстве многие линейные сорта яровой пшеницы, овса, ячменя, проса, зернобобовых культур. Некоторые шведские линейные сорта пшеницы сохраняют полную идентичность с исходными гомозиготными типами более семидесяти лет.

У перекрестноопыляющихся культур депрессия, происходящая в результате инбридинга, выражается в уменьшении высоты растений, их мощности, снижении жизнеспособности и урожайности. У животных следствием близкородственного разведения бывает пониженная жизнеспособность, проявляются признаки карликовости, отсутствует волосяной покров (у крупного рогатого скота), снижается яйценоскость и выводимость цыплят у кур и т. д. Но отдельные инбредные линии и у животных обладают нормальной или близкой к ней продуктивностью.

Снижение продуктивности и жизнеспособности организмов в результате инбридинга называется *инбредной депрессией*. Очень хорошо инбредная депрессия изучена у кукурузы и ржи (рис. 111).

С каждым инбредным поколением мощность растений в среднем снижается на все большую величину. Это происходит до тех

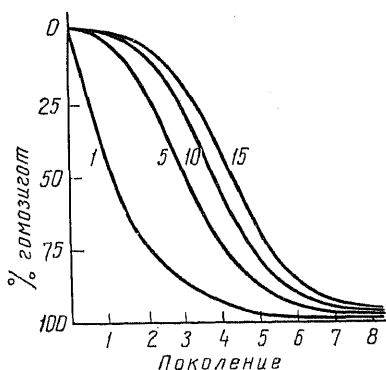


Рис. 110. Скорость закрепления гомозиготности в популяции растений при 1, 5, 10, 15 независимо наследуемых гетерозиготных локусах.



Рис. 111. Инбредное вырождение у кукурузы:

*P* — сорт-популяция до инцухтирования, *I*<sub>1</sub>—*I*<sub>7</sub> — различные поколения инцухт-линий.

пор, пока не будет достигнут *инбредный минимум* (*инцухт-минимум*) — такое состояние потомства, когда депрессия достигла наивысшего выражения, и дальнейшего снижения мощности и жизнеспособности особей в последующих инбредных поколениях не происходит. У разных аутбредно размножающихся организмов и по разным признакам инбредный минимум наступает в различных поколениях, например у кукурузы по большинству генов в среднем после десяти поколений самоопыления. Но в то же время, например, по генам, контролирующим высоту роста, он достигается обычно через пять-шесть поколений. Депрессия, наступающая в результате инбридинга, у ржи проявляется значительно сильнее, чем у кукурузы. Многие растения при инцухтировании почти не образуют семян или этот процесс сопровождается появлением различного рода уродств. Часть инбредных линий в связи с этим вымирает, прежде чем будет достигнут инбредный минимум.

Популяция перекрестноопыляющихся растений, после того как в ее потомстве под влиянием принудительного самоопыления достигнут инбредный минимум, оказывается дифференцированной на ряд константных инбредных линий. Такие линии могут сильно различаться между собой по жизнеспособности, морфологическим и хозяйственно-биологическим признакам.

У кукурузы самоопыленные линии (*инцухт-линии*) получают путем искусственного самоопыления сортов или гибридов. Важно разработать методы получения инбредных линий у самонесовместимых форм растений. Инцухт дает возможность разложить сорт-популяцию на составляющие его биотипы (линии). Первое поколение от самоопыления обозначают *I*<sub>1</sub>, второе — *I*<sub>2</sub> и т. д. Через 4—5 лет инцухтирования практически достигается очень

высокая степень выравненности в потомстве инцухт-линий, и продолжат дальнейшее самоопыление излишне.

Урожайность инцухт-линий составляет 10—15% урожайности исходных сортов и редко превышает 50%. Инцухтированные растения имеют слабый рост, мелкие початки, нередко у них проявляются различного рода уродства, но они бывают и ценными по отдельным хозяйственно-полезным признакам, например появляются линии, устойчивые к пузырчатой головне — очень опасной болезни кукурузы, уносящей до 10% урожая. Некоторые инцухт-линии выделяются повышенным содержанием жира или белка в семенах.

Отдельные линии отличаются большой скороспелостью, низкорослостью, устойчивостью к повреждению кукурузным мотыльком, ветролому и т. д.

Константные инбредные линии, на которые распадается при инбридинге сорт-популяция перекрестноопыляющихся растений, по характеру изменчивости во многом сходны с чистыми линиями, выделяемыми путем индивидуального отбора из популяции самоопыляющихся растений. На основании этого и под влиянием больших успехов, достигнутых в селекции самоопылителей благодаря применению метода индивидуального отбора, после того как В. Иоганнсен дал ему теоретическое обоснование, многие селекционеры пытались использовать инцухт в качестве прямого селекционного приема для выведения новых сортов перекрестноопыляющихся культур. У некоторых из них, особенно у кукурузы, были получены формы с ценными рецессивными признаками.

Немецкий ученый К. Рюмкер, применяя строгое самоопыление, выделил из обычных сортов зеленозерной ржи линии со светложелтым, голубым, серым и кофейно-коричневым зерном. Г. Нильсон в Швеции тем же методом из Петкусской ржи выделил самоопыленную линию *Storn Rag*, растения которой имеют короткий, крепкий, неполегающий стебель. В. И. и В. Ф. Антроповы тем же методом получили формы ржи, устойчивые к грибным заболеваниям — ржавчине и мучнистой росе, а также самофертильные, безлигульные, карликовые, без воскового налета, сильно кустящиеся, имеющие розовые при созревании стебли и т. п. Е. М. Плачек на бывшей Саратовской селекционной станции путем инцухта получила у подсолнечника много разнообразных инцухт-линий по самым различным признакам, в том числе устойчивые к ржавчине (*Ruscinia helianthi*). Подобные же результаты при использовании инцухта в качестве анализатора популяций перекрестноопыляющихся растений были получены по сахарной свекле, кормовым корнеплодам, капусте, горчице белой, клеверу красному и некоторым другим культурам.

Однако довольно скоро обнаружилось, что депрессия по количественным признакам, определяющим жизнеспособность и продуктивность растений, сводила на нет те положительные результаты, которые достигались при создании путем инцухта константных самоопыленных линий по отдельным ценным рецессивным признакам.

Все попытки получения высокоурожайных самоопыленных линий кукурузы, подсолнечника, ржи, сахарной свеклы оказались тщетными. Постепенно генетики и селекционеры пришли к твердому убеждению, что инбридинг не может служить самостоятельным методом селекции, пользуясь которым, можно непосредственно создавать новые сорта растений и породы животных. Этот метод приобретает ценность в связи с возможностью создания и использования инбредных линий путем скрещиваний для получения эффекта гетерозиса. В настоящее время разрабатываются методы ускоренного создания высокогомозиготных линий посредством гаплоидии.

**Генетические системы несовместимости, контролирующие половой процесс у растений.** У многих видов покрытосеменных растений пыльцевые трубки неспособны прорасти в столбик завязи и совершать оплодотворение. Это явление получило название несовместимости. Несовместимость при самоопылении называется *самонесовместимостью*, а несовместимость, наблюдаемая при перекрестном опылении с определенными растениями того же вида, — *перекрестной несовместимостью*. Описываемая несовместимость не связана с хромосомными аномалиями в ядрах гамет или с физиологическими нарушениями, отрицательно влияющими на образование зигот и формирование зародыша.

Несовместимость широко распространена в мире растений. Биологическое значение несовместимости заключается в том, что она препятствует самооплодотворению и способствует перекрестному опылению между неродственными особями того же вида.

Для объяснения явления несовместимости И. Ист и П. Мангельсдорф предложили теорию оппозиционных факторов. По этой теории несовместимость контролируется серией множественных аллелей гена  $S$  ( $S_1$ — $S_n$ -аллели), когда рост пыльцевых трубок, несущих какой-либо один  $S$ -аллель, подавляется в пестиках, клетки которых содержат тот же аллель. Хорошо изучены гаметофитная и спорофитная системы несовместимости.

*Гаметофитная несовместимость* обуславливается независимым действием в пыльце и в столбике двух аллелей несовместимости без проявления между ними доминирования или иного межаллельного взаимодействия как в столбике, так и в пыльцевом зерне (мужском гаметофите). Гаметофитная несовместимость контролируется серией множественных аллелей ( $S_1, S_2, S_3, S_4, S_5$  и т. д.), число которых у разных видов может быть различным. От сочетания  $S$ -аллелей, находящихся в диплоидных клетках столбика, с  $S$ -аллелем пыльцевого зерна зависит несовместимость или совместимость при скрещивании растений. Если пыльцевое зерно содержит тот же  $S$ -аллель, что и в столбике, пыльцевая трубка не прорастает. Например, при опылении растения с генотипом  $S_1S_2$  пыльцой растения с генотипом  $S_1S_3$  прорастут лишь те пыльцевые зерна, которые несут  $S_3$ -аллель. При скрещивании  $S_1S_2 \times S_3S_4$  прорастает вся пыльца, скрещивания  $S_1S_2 \times S_1S_2$  или  $S_1S_2 \times S_1S_1$  полностью несовместимы.



Гаметофитная система несовместимости обнаружена у многих культурных растений — табака, клевера, груши и др.

При *спорофитной несовместимости* возможность роста пыльцевой трубки зависит от генотипа спорофита, т. е. растения, производящего данную пыльцу. При этом действие генов несовместимости наблюдается в самом начале мейоза или еще в материнских клетках пыльцы. Как и гаметофитная несовместимость, она контролируется серией множественных *S*-аллелей. Однако действие *S*-аллелей не является обязательно независимым; его характер колеблется от независимости до полного доминирования. В последнем случае реакция пыльцы или столбика будет зависеть от доминантного *S*-аллеля. Спорофитную систему несовместимости имеют капуста, батат, гваюла и др.

Спорофитная несовместимость обнаруживается не только у растений с одинаковыми по морфологии (гомоморфные) цветками, но и у растений с гетероморфными цветками. Несовместимость у растений, имеющих дистилийные — короткопестичные и длиннопестичные цветки, контролируется аллелями *S* и *s*, находящимися в одном локусе. Например, у гречихи короткопестичные растения имеют генотип *Ss*, а длиннопестичные *ss*. При этом оплодотворение происходит только в комбинациях скрещивания растений с цветками разного типа: ♀ *ss* × ♂ *Ss* или ♀ *Ss* × ♂ *ss*, т. е. при легитимном опылении. Известны и другие более сложные генетические системы несовместимости.

Самонесовместимость ни у одного вида растений не бывает абсолютной, небольшое число растений в популяции всегда завязывает то или иное количество семян в результате самоопыления, т. е. оказывается самофертильным. Выявляют самофертильные формы путем искусственной изоляции большого числа растений в посевах сорта.

Самофертильность растений может возникать в результате мутаций генов несовместимости и так называемой псевдосовместимости. В последнем случае генетическая система несовместимости не изменяется, но под влиянием различных внешних условий (температуры, освещения, влажности и др.) изменяется фенотипическое действие *S*-генов. При пониженной температуре в период цветения реакция самонесовместимости ослабляется, при очень высокой температуре в этой фазе могут разрушаться продукты генов несовместимости.

Генетические системы несовместимости, контролирующие половой процесс у растений, могут найти широкое применение для получения гетерозисных семян на всех материнских и отцовских растениях скрещиваемых линий, при создании синтетических популяций, закладке плодовых садов, лесных насаждений и др. Ведутся широкие поиски использования несовместимости для получения гибридных семян у ржи, клевера, люцерны, подсолнечника и других культур.

## ГЕТЕРОЗИС

Увеличение мощности, жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами называется *гетерозисом*. Понятие о гетерозисе как проявлении «гибридной силы» было введено в науку американским генетиком В. Шеллом в 1914 г. Впервые это явление обнаружил в 1772 г. И. Кельрейтер при скрещивании двух видов табака: *Nicotiana tabacum* × *N. glutinosa*. Полученные им гибриды обладали большой мощностью и раньше созревали.

Во второй половине XIX столетия Ч. Дарвин изучал влияние различных способов опыления у кукурузы. Он отметил снижение продуктивности и уменьшение высоты растений в результате самоопыления и усиление этих признаков при перекрестном опылении. В его опытах гибридные и контрольные растения характеризовались по высоте отношением 100 : 80. Повышенную мощность растений, получаемых в результате скрещивания, Ч. Дарвин связывал с наследственными различиями родительских гамет.

Гетерозис в природе свойствен всем организмам: растениям, животным, микроорганизмам. Он возник вместе с появлением диплоидности и полового процесса и непосредственно связан с возникновением и совершенствованием в процессе эволюции перекрестного оплодотворения. Естественный отбор на протяжении многих веков создавал многочисленные ограничения для гомозиготности и столь же многочисленные приспособления для осуществления гетерозиготности.

Гетерозис у гибридов проявляется в усилении роста, большей урожайности зеленой массы, более интенсивном обмене веществ, нередко в повышении скороспелости. Для гетерозисных гибридов характерны быстрый рост и развитие в первоначальные фазы, например всходы гибридов первого поколения сорго появляются раньше и дружнее. По темпам развития в первый период после всходов гибридные растения также сильно опережают родительские формы. Эти преимущества гибридов во многих случаях сохраняются и в последующем (рис. 112). У овощных культур гетерозис проявляется в увеличении урожайности первых сборов плодов, иногда в 2—3 раза, по сравнению с обычными сортами.

Повышенная урожайность гетерозисных гибридов — самое главное их преимущество. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет 15—30%. По отдельным культурам она изменяется примерно следующими величинами (в %): кукуруза — 20—30; подсолнечник (сбор масла) — 25; сорго (зеленая масса) — около 200, зерно — 25—50; табак (урожай листьев) — 30—40; кормовая свекла (выход сухого вещества) — 25—30; хлопчатник (волокно) — 30—35. Гетерозисные гибриды у томата начинают плодоносить на 10—12 дней раньше и превышают по урожайности исходные родительские сорта на 45—50%. В Болгарии все площади под этой культурой заняты гетерозисными гибридами. В США

решающее значение в резком повышении урожайности и валовых сборов зерна кукурузы имел переход на посев гибридными семенами на всей площади, занимаемой этой культурой. Все площади сорго в этой стране засевают также гетерозисными гибридами.

В сельскохозяйственном производстве разных стран гетерозис широко используется при возделывании кукурузы, сахарной и кормовой свеклы, сорго, лука, томата, перца, огурца, моркови, тыквы, клещевины и других культур. Разработка приемов создания гетерозисных гибридов различных культур — одно из крупнейших достижений современной генетики.

**Типы гетерозиса.** Шведский генетик А. Густафссон предложил разделить гетерозис у растений на три основных типа: репродуктивный, соматический и приспособительный.

*Репродуктивный* гетерозис выражается в лучшем развитии органов размножения растений, повышенной фертильности, большем урожае плодов и семян. При *соматическом* гетерозисе у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей. *Приспособительный*, или *адаптивный*, гетерозис выразится в повышенной жизнеспособности гибридов. Выделение в качестве отдельного типа адаптивного гетерозиса связано с тем, что более сильное развитие у гибрида какого-либо признака далеко не всегда биологически полезно и часто не повышает его приспособленности и выживаемости в данных условиях.

В естественных популяциях более приспособленными и конкурентоспособными чаще всего оказываются организмы, обладающие средней величиной развития того или иного признака. Даже у культурных растений лучшее развитие хозяйственно-полезных признаков часто не совпадает с биологической полезностью. Известно, например, что крупноколосые и крупнозерные сорта и формы пшеницы, как правило, менее морозостойки и засухоустойчивы, чем сорта и формы с более мелким зерном и колосом. Увеличение длины стебля у хлебных злаков приводит к полеганию и снижению их продуктивности. Крупноплодные сорта крыжовника сильнее, чем обычные, поражаются мучнистой росой (*Sphaerotheca mort uvae*).



Рис. 112. Гетерозисный гибрид сорго (2) и его родительские формы (1 — Низкорослый 1428; 3 — линия ГОС-1).



Рис. 113. Степень проявления гетерозиса в различных поколениях гибридной кукурузы:

1—2— исходные родительские формы; 3— гибриды  $F_1$ ; 4— гибриды  $F_2$ ; 5—10— гибриды последующих поколений.

Увеличение массы клубней у картофеля, корнеплодов у сахарной свеклы и моркови, размеров кочана у капусты не является биологически полезным для этих культур.

**Особенности проявления гетерозиса.** Одна из самых характерных особенностей гетерозиса — наиболее сильное его проявление у гибридов первого поколения, резкое снижение во втором и дальнейшем затухание в последующих поколениях (рис. 113). Это явление связано с уменьшением гетерозиготности растений в гибридной популяции. По данным американского генетика В. Шелла, урожайность зерна у гетерозисных гибридов кукурузы в среднем снижается в  $F_2$  на 35%, а в  $F_3$  на 50% по сравнению с урожайностью гибридов  $F_1$ . Эти данные подтверждаются работами других исследователей.

Величину снижения урожайности у гибридов  $F_2$  можно с достаточной точностью вычислять заранее, пользуясь формулой С. Райта:

$$F_2 = F_1 - \frac{F_1 - P}{n},$$

где  $F_2$  — вычисляемая урожайность гибридов второго поколения;  $F_1$  — фактически полученная урожайность гибридов первого поколения;  $P$  — средняя урожайность скрещиваемых самоопыленных линий;  $n$  — число самоопыленных линий, входящих в состав гибрида.

У кукурузы урожайность гибридов первого поколения превышает ее у гибридов второго поколения в среднем на 7—8 ц с 1 га, или на 16—18%. По данным Э. Д. Неттевича, гибриды яровой пшеницы в лучших комбинациях превышали более продуктивную

родительскую форму по урожаю зерна в  $F_1$  на 25—40%, а в  $F_2$  только на 10—15%.

Более высокая продуктивность гетерозисных гибридов  $F_1$  отражает общебиологическую закономерность проявления гетерозиса. И. В. Мичурин неоднократно указывал на преимущества гибридов первой генерации и категорически высказывался против использования в селекционной работе гибридов второго и третьего поколений. Сеянцы он отбирал всегда в первом гибридном поколении. У таких сеянцев, обладающих вследствие гетерозиготности большим разнообразием признаков и свойств, гетерозис закреплялся при дальнейшем вегетативном размножении.

Следовательно, важнейшее отличие гетерозисных гибридов от обычных гибридных сортов состоит в том, что они не используются в производстве лишь в первом поколении, и поэтому у однолетних культур их нужно получать ежегодно.

При гетерозисе не обязательно происходит усиление всех свойств и признаков организма. По одним из них он может проявляться сильнее, чем по другим, а по некоторым совсем отсутствовать.

Эта особенность в проявлении гетерозиса связана с дискретной природой наследования признаков, независимым и свободным комбинированием определяющих их генов, т. е. дискретная природа наследственности определяет дискретное проявление гетерозиса. Оно очень хорошо изучено у колосовых культур. Повышенная урожайность гетерозисных гибридов у них может быть следствием проявления гетерозиса по отдельным составляющим ее элементам — продуктивной кустистости, длине колоса, числу колосков в колосе, числу зерен в колосе, массе 1000 зерен и т. д. или их сочетания.

По данным Э. Д. Неттевича, у яровой пшеницы урожайность гибридов  $F_1$  в комбинации Отечественная  $\times$  68h153 была на 36,6% выше урожайности лучшей родительской формы, а в комбинации Апу  $\times$  Краснозерная — соответственно на 24,6%. Но проявление гетерозиса по отдельным элементам урожайности в этих комбинациях существенно отличалось. В первой комбинации гетерозис наиболее сильно проявился по массе зерна с одного растения (34,9%), по числу зерен с растения (14%) и массе 1000 зерен (14,5%), но он почти отсутствовал по продуктивной кустистости и по числу колосков в колосе. Во второй комбинации проявление гетерозиса было связано с увеличением числа зерен на растении (30,7%) и повышенной продуктивной кустистостью (7,6%). Но по массе 1000 зерен гетерозис отсутствовал. В опытах этого же автора гетерозис у гибридов  $F_1$  в комбинации Отечественная  $\times$  Лютесценс 153 был обусловлен только большой массой 1000 зерен (43,3 г против 32,2 и 36,4 г у родительских форм).

Б. Н. Малиновский изучал проявление гетерозиса более чем у 200 гибридов  $F_1$  зернового сорго. Величина гетерозиса по отдельным признакам колебалась от 0 до 305%.

Опытами установлено, что степень проявления гетерозиса зависит от условий выращивания гибридов первого поколения. Чем они лучше, тем сильнее, как правило, проявляется гетерозис по признакам продуктивности. Это объясняется тем, что признаки высокой продуктивности могут наиболее полно проявиться при благоприятных условиях для роста и развития растений. Следовательно, только при высокой агротехнике, обеспечивающей оптимальные условия для роста и развития растений, гибридные семена могут реализовать все свои наследственные преимущества и дать высокий урожай. В то же время у некоторых гибридных комбинаций высокая степень проявления гетерозиса обнаруживается в неблагоприятных условиях, например при засухе. Известны случаи значительного проявления гетерозиса по устойчивости растений и животных к различным заболеваниям.

В реципрокных скрещиваниях гетерозис может иметь различную величину. В опытах Всесоюзного научно-исследовательского института кукурузы (ВНИИК) было установлено, что в прямых и обратных скрещиваниях урожайность гетерозисных гибридов кукурузы может существенно различаться.

Различия по величине гетерозиса в реципрокных скрещиваниях хорошо проявляются у некоторых сортов белокочанной и брюссельской капусты (рис. 114).

**Практическое использование гетерозиса.** Гетерозис проявляется при скрещиваниях между сортами, отдаленными в генетическом отношении видами и формами. Наиболее же сильно он выражен и в достаточной степени поддается управлению при скрещивании самоопыленных линий. Самоопыленные линии использовать непосредственно на производственных посевах нельзя. Их применяют в скрещиваниях между собой, а также с сортами для получения гетерозисных гибридов (рис. 115).

Гибриды, получающиеся от скрещивания двух самоопыленных линий, характеризуются по всем признакам очень большой выравненностью, так как растения в пределах каждой линии благодаря высокой степени гомозиготности имеют почти одинаковые генотипы.



Рис. 114. Различия по величине гетерозиса при реципрокных скрещиваниях некоторых сортов белокочанной и брюссельской капусты:

1 — комбинация Золотой гектар 1432×Кембридж № 3; 2 — комбинация Кембридж № 3×Золотой гектар 1432 (по Д. Д. Брежневу).

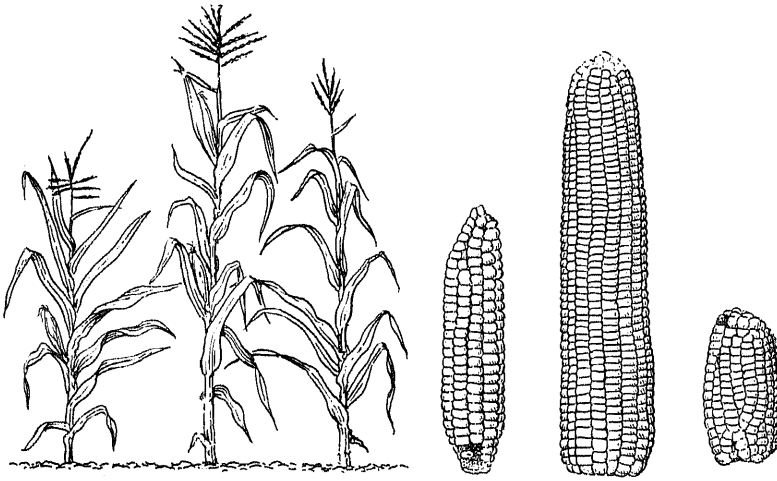


Рис. 115. Проявление гетерозиса по мощности растений и продуктивности у  $F_2$  гибрида (в центре), полученного от скрещивания двух самоопыленных линий (слева и справа) кукурузы.

Зависимость между урожайностью самоопыленных линий и гибридов, получаемых от их скрещиваний, изучали во многих научно-исследовательских учреждениях в нашей стране и за рубежом. Но четкой связи между продуктивностью гибридов и составляющих их линий не установлено. Поэтому наиболее правильно оценивать самоопыленные линии можно только в системе скрещиваний.

После достижения линиями однородности по морфологическим и физиологическим признакам, что обычно бывает после 4—5 лет самоопыления, их оценивают на комбинационную способность, т. е. способность давать высокопродуктивные гибриды. Различают общую и специфическую комбинационную способность. Комбинационная способность имеет генотипическую природу и контролируется полимерными генами.

*Общую комбинационную способность* определяют по результатам скрещивания линий с сортами или простыми гибридами, используемыми в качестве отцовской формы, называемой в этом случае *тестером*. Тестер должен иметь широкую генетическую основу. Общая комбинационная способность выражает среднюю ценность линий в гибридных комбинациях.

*Специфическую комбинационную способность* определяют по результатам скрещивания линий с какой-либо одной линией или простым гибридом. При оценке специфической комбинационной способности выявляются случаи, когда определенные комбинации оказываются лучше или хуже, чем можно было бы ожидать на основании среднего качества изучаемых линий, определяемого путем оценки общей комбинационной способности.

Гетерозис проявляется тем сильнее, чем самоопыленные линии по своим наследственным особенностям лучше взаимно дополняют

друг друга и создают возможности большей гетерозиготности в гибриде.

Для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий применяют *диаллельные (циклические) скрещивания*, при которых каждую линию скрещивают со всеми остальными для получения и оценки всех возможных комбинаций. Число получаемых в результате диаллельных скрещиваний гибридов (без реципрокных комбинаций) вычисляют по формуле:

$$K = \frac{n(n-1)}{2},$$

где  $K$  — число получаемых гибридов;  $n$  — число анализируемых линий.

Например, при скрещивании между собой 30 линий можно получить 435 гибридов:

$$K = \frac{30(30-1)}{2} = 435.$$

Гетерозис в настоящее время наиболее широко используется у кукурузы. Обычные сорта этой культуры почти полностью вытеснены гетерозисными гибридами первого поколения. В течение длительного времени у кукурузы для получения гетерозиса проводили скрещивания двух специально подобранных сортов, в результате чего получался межсортовой гибрид. Первый межсортовой гибрид кукурузы был получен на Мичиганской опытной станции США в 1876 г. В. Биллом. В России создание межсортовых гибридов кукурузы начал в 1910 г. В. В. Таланов. В дальнейшем на основе разработанной генетикой теории индучта для получения гетерозиса стали все шире использовать самоопыленные линии.

Основные посевные площади кукурузы на зерно в настоящее время засевают двойными межлинейными и сортолинейными гибридами. Двойные межлинейные гибриды (*double cross*) получают от скрещивания двух простых межлинейных гибридов (четыре самоопыленных линий), а сортолинейные — от скрещивания сорта с самоопыленной линией или простого межлинейного гибрида с сортом. Необходимость объединения при создании двойного межлинейного гибрида в одном растении четырех самоопыленных линий объясняется низкой их урожайностью.

Способ получения двойных межлинейных гибридов впервые был предложен Д. Джонсом в 1917 г. В последнее время разработаны надежные селекционные методы повышения урожайности самоопыленных линий, благодаря чему стало возможным создавать высокопродуктивные простые межлинейные гибриды (*singl cross*) и непосредственно использовать их в производстве. Отличаясь высокой морфологической выравненностью, устойчивостью к вредителям и болезням, простые межлинейные гибриды среди всех других типов гибридов кукурузы проявляют самый высокий гетерозис. Урожайность простых гибридов Краснодарский 303ТВ, Встреча и некоторых других на 10—15 ц с 1 га превышает урожайность лучших стандартных двойных межлинейных гибридов. Благодаря созданию простых межлинейных гибридов кукуруза ста-



ла самой высокоурожайной зерновой культурой в мире. В условиях орошения такие гибриды могут давать более 150 ц с 1 га.

Для получения гибридных семян родительские формы гибридов высевают на участках гибридизации чередующимися рядами. У растений материнской формы тщательно и своевременно удаляют (обрывая или срезая) все метелки, обеспечивая, таким образом, опыление их пыльцой отцовской формы. Удаление метелок на участках гибридизации — самая трудоемкая работа при выращивании гибридных семян. Участками гибридизации кукурузы в нашей стране ежегодно занимают до 500 тыс. га. Для удаления метелок на такой большой площади необходимо затрачивать каждый год около 5 млн. человеко-дней. Следует также иметь в виду, что эта работа на участках гибридизации совпадает с наиболее напряженным в сельскохозяйственном производстве периодом — уборкой урожая. Все сказанное побуждало генетиков и селекционеров искать способы преодоления этого препятствия. Представлялось, что наилучшим решением вопроса будет отыскание или создание материнских форм растений, обладающих мужской цитоплазматической стерильностью. Надобность в проведении искусственной кастрации таких растений отпала бы.

### **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ (ЦМС)**

Происхождение и природа цитоплазматической мужской стерильности были рассмотрены в главе IV. Напомним, что растения, обладающие ЦМС, передают данное свойство потомству только по материнской линии. Это открытие долгое время в селекции не использовали. Но начиная с 50-х годов оно было оценено по достоинству и нашло широкое практическое применение вначале при возделывании кукурузы, а затем и некоторых других культур.

Метод получения гибридных семян кукурузы без удаления метелок на основе использования ЦМС предложили в 1949 г. американские генетики Д. Джонс и Н. Эверст. Для этого необходимо иметь: стерильные аналоги самоопыленных линий или сортов, линии-закрепители стерильности и линии-восстановители фертильности (рис. 116).

**Создание стерильных аналогов самоопыленных линий (сортов).** Чтобы перевести материнскую форму гибрида (линию или сорт) на стерильную основу, необходимо иметь источник ЦМС. Им могут быть любые растения, передающие стерильность пыльцы через цитоплазму независимо от того, к какому сорту или линии они принадлежат.

При создании стерильных аналогов самоопыленных линий используют метод насыщенных скрещиваний. Свойства стерильности пыльцы линия приобретает при возвратном скрещивании с растением — источником ЦМС. Полученное от такого скрещивания стерильное потомство повторно опыляют пыльцой переводимой на стерильную основу линии до тех пор, пока не получают растения,

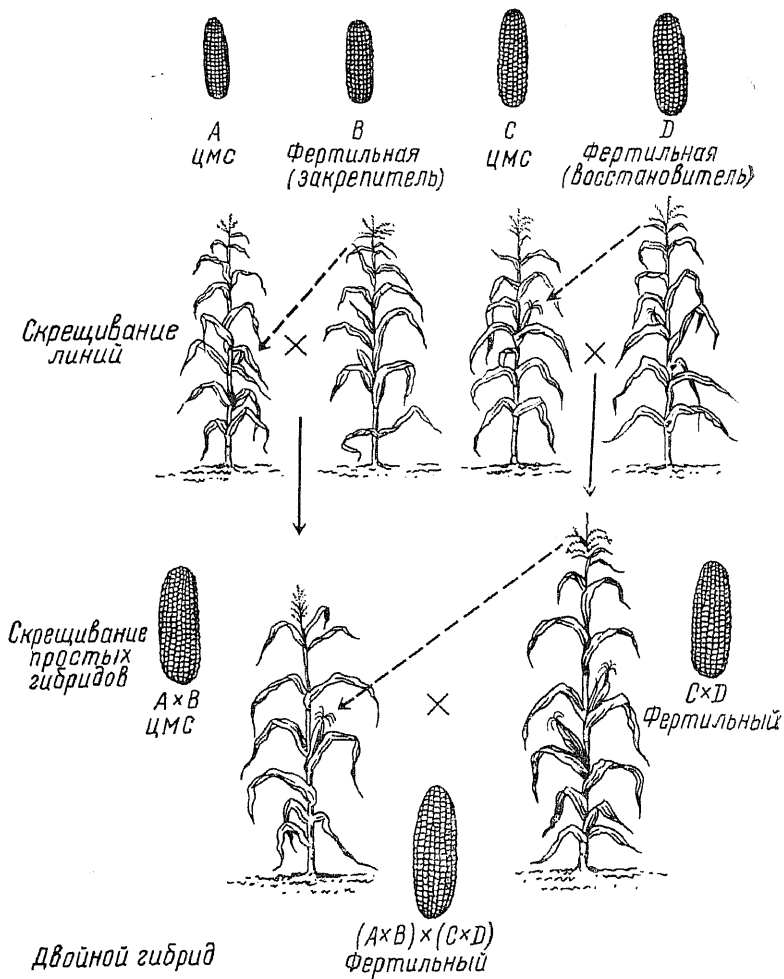


Рис. 116. Схема получения двойного межлинейного гибрида кукурузы с использованием ЦМС.

полностью сходные с ней по фенотипу. Эту работу проводят по следующей схеме:

- 1-й год  $X_{мс} \times Л$
- 2-й »  $(X_{мс} \times Л) \times Л$
- 3-й »  $[(X_{мс} \times Л) \times Л] \times Л$
- 4-й »  $\{[(X_{мс} \times Л) \times Л] \times Л\} \times Л$
- 5—6-й годы — размножение и индивидуальный отбор лучших растений из стерильных форм  $L^4_{мс} \times Л$ .

В этой схеме:  $X_{мс}$  — любая форма, обладающая свойством ЦМС; Л — линия (сорт), по которому создается стерильный аналог.

Опытным путем установлено, что в результате четырех-пяти насыщающих скрещиваний и отбора получаются стерильные аналоги самоопыленных линий, практически полностью утратившие фертильность пыльцы. Размножается такая линия на изолированном участке при опылении своим фертильным аналогом. Линия, при опылении пыльцой которой стерильность у стерильных растений сохраняется, называется *закрепителем стерильности*.

В двойном межлинейном гибриде стерильная линия используется в качестве материнской формы простого материнского гибрида, причем отцовская форма в этом гибриде не должна восстанавливать фертильность, тогда растения, полученные из его семян, будут иметь стерильные метелки. Использование в США и Канаде линейных гибридов кукурузы, созданных на основе одной формы ЦМС, привело к широкому распространению специфической расы гриба *Helminthosporium maydis*, в результате чего значительно снизилась урожайность зерна. Поэтому в селекции гибридной кукурузы очень актуальным является вопрос об использовании многообразия источников ЦМС.

**Создание восстановителей фертильности.** Отцовская линия простого материнского гибрида не должна восстанавливать фертильность. Но в отцовском простом гибриде обе или хотя бы одна из линий должны обладать такой способностью.

Некоторые самоопыленные линии при скрещивании со стерильными формами восстанавливают их плодovitость. Такие линии называются *восстановителями фертильности*. Если линия или сорт не обладают восстановительной способностью, ее можно придать искусственно путем насыщающих скрещиваний. Для этого стерильную линию или сорт, для которых подбирается восстановитель фертильности, скрещивают с каким-либо восстановителем. Им может быть любая линия или сорт, обладающие такой способностью. Полученный в этом скрещивании гибрид опыляют пыльцой той формы, которую нужно сделать восстановителем фертильности. Такое опыление растений с восстановленной фертильностью в дальнейшем повторяют в течение пяти лет, пока опыляемая форма не станет полностью похожей на опылитель. На последнем этапе работы лучшие линии подвергают самоопылению. Работу по созданию восстановителей фертильности можно представить в виде схемы:

1-й год —  $L \times X_{\text{вф}} G$   
 2-й » —  $G \times D G D$   
 3-й » —  $G D \times D G D^2$   
 4-й » —  $G D^2 \times D G D^3$   
 5-й » —  $G D^3 \times D G D^4$   
 6-й » —  $G D^4 \times D G D^5$   
 7-й » —  $G D^5$  — самоопыление  
 8-й » —  $G D^5$  — самоопыление  
 Во всех поколениях отбирают растения с восстановленной фертильностью.

В этой схеме:  $L$  — стерильная линия или сорт, для которых подбирается восстановитель фертильности;  $X_{\text{вф}}$  — любая форма, вос-

становливающая фертильность; Г — материнское растение гибрида с восстановленной фертильностью; Д — линия, которой придается восстанавливающая способность.

Гибриды кукурузы на стерильной основе по урожайности, как правило, не отличаются от обычных гибридов, получаемых с использованием тех же самоопыленных линий.

Успешное использование ЦМС у кукурузы способствовало практическому использованию ее у других культур. На стерильную основу уже переведено большое число гибридов сорго. Начата работа по созданию на стерильной основе гибридов подсолнечника. Источником ЦМС у него служат межлинейные гибриды. Ценные межлинейные гибриды подсолнечника получены во ВНИИМК. Лучшие из них превышают обычные районированные сорта по сбору масла на 20—25%. Урожай зеленой массы межлинейных гибридов люцерны в среднем на 20—25% выше лучших распространенных сортов этой культуры.

Ведутся работы по созданию гибридов сахарной и кормовой свеклы на основе использования ЦМС. Гетерозис по урожайности, длине и прочности волокна сильно проявляется у гибридов первого поколения от скрещивания средневолокнистых и длинноволокнистых сортов хлопчатника. Долгое время стерильные формы у этого растения не обнаруживали и поэтому испытывали опрыскивание бутонов специальными веществами — гаметоцидами (2,3-дихлоризобутират натрия и др.), чтобы искусственно вызвать стерильность. Но этот прием оказался малоэффективным. В последние годы ЦМС обнаружена у некоторых диких видов хлопчатника. Их стали использовать в гибридизации с культурным хлопчатником. ЦМС обнаружена также у льна, ячменя, ржи и многих других культур.

**Проблема создания гибридной пшеницы.** В подавляющем большинстве случаев сорт пшеницы представляет собой размноженное потомство одного самоопыляющегося растения и обладает достаточно высокой степенью гомозиготности. Поэтому вполне логично было предполагать, что у этой культуры при скрещивании соответствующим образом подобранных сортов можно рассчитывать на получение в первом гибридном поколении такого же повышения урожая, какое обычно достигается при скрещивании самоопыленных линий кукурузы. Это предположение в дальнейшем подтвердилось в работе многих научно-исследовательских учреждений в нашей стране и за рубежом, изучавших проявление гетерозиса у пшеницы. Использование его у этой культуры возможно только путем создания гибридов на стерильной основе.

Сразу же после того как у пшеницы была открыта ЦМС, во многих странах развернулись широкие исследования по изучению гетерозиса у нее. Впервые ЦМС у пшеницы обнаружил в 1951 г. Г. Кихара. Стерильные по пыльце формы он получил в результате многократных возвратных скрещиваний *Aegilops caudata* × *Triticum aestivum*. После 9-кратного беккроссирования гибридов пер-

вого поколения отцовской формой были получены аналоги сортов мягкой пшеницы с высокой степенью стерильности. Вслед за этим Т. Фукасава таким же путем получил формы с ЦМС у твердой пшеницы в межродовых гибридах *A. ovata* × *T. durum*. В США растения пшеницы с ЦМС были найдены Дж. Шмидтом и И. Джонсом, а также М. Уилкинсом и У. Россом у гибридов от скрещивания *T. timopheevi* с *T. aestivum*. В нашей стране в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства центральных районов Нечерноземной зоны линии мягкой пшеницы, обладающие ЦМС, были получены Э. Д. Неттевичем в результате скрещивания видов *T. zhukovski* и *T. timonovum* с сортами мягкой яровой пшеницы.

ЦМС у пшеницы в подавляющем большинстве случаев проявляется как аллоплазматический эффект при отдаленной гибридизации, когда происходит совмещение ядра с неродственной ему цитоплазмой. Но возможно возникновение ЦМС и в результате мутаций цитоплазмы обычных фертильных растений, превращающих ее из нормальной в стерильную (ЦИТ<sup>н</sup> → ЦИТ<sup>с</sup>).

В 1962 г. у пшеницы были открыты гены, восстанавливающие фертильность стерильных по пыльце растений. Оказалось, что, как и у кукурузы, гены-восстановители фертильности могут сравнительно легко передаваться, подобно ЦМС, любому сорту пшеницы.

Открытие ЦМС и генов-восстановителей фертильности создали необходимые предпосылки для изучения возможности товарного производства семян гибридной пшеницы. Так в селекции и семеноводстве этой культуры возникла одна из очень важных проблем — проблема гибридной пшеницы. Признак ЦМС любому сорту, избранному в качестве материнской формы будущего гибрида, передается, как и у кукурузы, путем повторных насыщающих скрещиваний.

Для получения гетерозисных гибридов пшеницы на стерильной основе наиболее широко используют источники стерильности, связанные с цитоплазмой *T. timopheevi*. Предполагается, что ЦМС, передаваемая от *T. timopheevi*, обусловлена стерильной цитоплазмой и двумя рецессивными комплементарными генами  $rf_1$  и  $rf_2$  в сочетании с генами-модификаторами. Таким образом, генетическая система ЦМС в данном случае более сложна, чем та, которая рассматривалась в главе IV. Развитие признака стерильности цитоплазмы находится здесь под контролем двух пар генов. Фертильность у растений с ЦМС восстанавливается только в результате взаимодействия двух доминантных комплементарных генов  $Rf_1$  и  $Rf_2$ , в присутствии которых ЦИТ<sup>с</sup> проявляться не может. Растения, имеющие только один доминантный ген ( $Rf_1$  или  $Rf_2$ ) в гетерозиготном или гомозиготном состоянии, полустерильны. При самоопылении таких растений фертильные формы выщепиться не могут. Проводили опыты по применению этрела (2-хлорэтилфосфоновой кислоты) в качестве селективного гаметоцида для массового получения гибридов пшеницы. Однако надежных положительных результатов этот прием не дал.

Гетерозис у пшеницы проявляется по различным признакам. Гибриды  $F_1$  характеризуются, как правило, повышенной жизнеспособностью, их семена лучше прорастают, растения отличаются более быстрым ростом в первые фазы развития. Выживаемость гибридных растений выше, чем у родительских сортов. Во многих комбинациях гибриды имеют большую продуктивность, более устойчивы к засухе и неблагоприятным условиям перезимовки (у озимой пшеницы). Установлено, что в скрещиваниях лучших сортов первое поколение дает прибавку урожая не меньшую, чем гибриды кукурузы или сорго. Колебания в проявлении гетерозиса по продуктивности растений значительны. В среднем у пшеницы прибавка урожая зерна в результате гетерозиса достигает 30—40%. В некоторых комбинациях гетерозис совсем не проявляется или очень слаб, в других же достигает 100% и более. Например, в Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства (КНИИСХ) имени П. П. Лукьяненко некоторые комбинации гетерозисных гибридов превышают по урожайности зерна сорт Безостая 1 на 40% и более.

Создание гетерозисных гибридов пшеницы должно базироваться на новейших высокопродуктивных сортах и линиях. Работу в этом направлении необходимо вести такими же высокими темпами, какими решаются и другие вопросы в селекции данной культуры.

Создание гибридной пшеницы — трудная задача, так как у нее отсутствуют надежные восстановители фертильности, она имеет низкий коэффициент размножения гибридных семян и невысокую озерненность колосьев при свободном ветроопылении. У гибридов  $F_1$  в большинстве случаев наблюдается гетерозис по высоте стебля, что вызывает полегание посевов и приводит к потерям урожая. Поэтому важно, чтобы восстановители фертильности были одновременно донорами короткостебельности.

В связи с низким коэффициентом размножения пшеницы использование гетерозисных гибридов у нее возможно в первую очередь в комбинациях наиболее продуктивных озимых сортов при возделывании в условиях орошения.

Важнейшая задача в селекции гибридной пшеницы — создание гибридов с закрепленным гетерозисом, что позволило бы использовать их путем пересева в течение нескольких поколений.

**Проблема закрепления гетерозиса.** Разработка приемов закрепления гетерозиса — важная задача генетики. Так как использование гетерозиса у проявляющих его гибридных генотипов возможно только в первом поколении, по многим культурам приходится вести очень сложное семеноводство. У ряда самоопыляющихся растений, имеющих низкий коэффициент размножения семян, возможность использования гетерозиса находится пока в прямой зависимости от разработки способов его закрепления в  $F_2$  и последующих поколениях.

Успешное решение проблем закрепления гетерозиса коренным образом изменило бы практическое его использование в растение-

водстве. У вегетативно размножаемых растений эта задача практически достигается путем размножения вегетативными органами (черенками, клубнями, луковицами и т. д.). Многие сорта картофеля, плодово-ягодных и древесно-кустарниковых растений, выведенные из гибридных семян, стойко сохраняют гетерозис по тем или иным признакам и свойствам. Гетерозисными являются многие сорта плодовых растений, созданные И. В. Мичуриным. Почти все современное производство бананов основано на использовании двух вегетативно размножаемых гетерозисных триплоидных гибридов этого растения. Большие перспективы использования гетерозиса при вегетативном размножении быстрорастущих пород (тополь, триплоидная осина и др.) открываются в лесоводстве.

У растений, размножающихся семенами, самым эффективным способом закрепления гетерозиса может стать апомиксис. При апомиксисе семена получают без оплодотворения из материнских диплоидных клеток. Основная особенность апомиктически размножающихся растений — отсутствие у них мейоза, благодаря чему выключается механизм расщепления при образовании семян. Поэтому потомство апомиктов генетически полностью идентично материнским формам. Если можно было бы перевести гибриды на размножение путем апомиксиса, их потомство в течение неограниченного числа поколений полностью сохраняло бы гетерозис.

Если путем апомиксиса можно полностью выключать механизм расщепления наследственных факторов, то путем перевода гибридов на полиплоидный уровень расщепление удастся в значительной степени замедлить. У автополиплоидов во втором и последующих поколениях расщепление идет медленнее, чем у исходных диплоидных растений, гомозиготных форм выделяется значительно меньше, тем самым поддерживается более высокий уровень гетерозиготности. Это создает возможность для использования гетерозиса не только в первом, но и в последующих поколениях полиплоидных гибридов.

Первые формы полиплоидных гибридов получены у кукурузы. Гетерозис у них поддерживается на протяжении нескольких поколений, до пятого-шестого включительно. Перевод гетерозисных гибридов на полиплоидный уровень в некоторых случаях может быть осуществлен генетическим методом, без применения колхицинирования. Например, у кукурузы известен рецессивный ген *elongate*, обуславливающий в гомозиготном состоянии нерасхождение хромосом и образование диплоидных яйцеклеток. Разработана система скрещиваний для введения этого гена в любую самоопыленную линию для получения полиплоидов нужного генотипа.

Возможное практическое использование полиплоидных гетерозисных гибридов кукурузы и других растений имеет важное значение. Оригинальный метод закрепления гетерозиса у тетраплоидных форм предложил Ю. П. Мирюта. Метод основан на возможности создания значительных структурных различий в каждой паре гомологичных хромосом. В этом случае у тетраплоида должна происходить избирательная конъюгация между идентичными се-

стринскими хромосомами, полученными в результате удвоения, что приведет к образованию бивалентов, только двух типов гамет и сохранению исходной гетерозиготности. Практически реализовать эту интересную идею из-за очень больших технических трудностей пока не удалось.

## ТЕОРИИ ГЕТЕРОЗИСА

Ч. Дарвин объяснял явление гетерозиса наследственными различиями родительских половых клеток. Первая попытка теоретического объяснения гетерозиса была сделана американскими генетиками Г. Шеллом и Э. Истом в 1908 г. Они связывали проявление гетерозиса с гетерозиготным состоянием генотипа по многим локусам. Предполагалось, что гетерозиготность оказывает стимулирующее физиологическое действие на организм и сама по себе является причиной повышенной гибридной мощности; гомозиготность же, наоборот, подавляет развитие организма. Эта теория, правильно констатируя факты более высокой мощности и жизнеспособности гетерозиготных организмов и ослабление их у гомозиготных, не объясняла причин гетерозиса по существу. Поэтому она вскоре была заменена другими теориями, в которых давалось более конкретное объяснение причин гетерозиса с учетом накопленных экспериментальных данных. Это были теория взаимодействия благоприятных доминантных генов, кратко называемая теорией доминирования, и теория сверхдоминирования.

Теория доминирования в первоначальном варианте была выдвинута в 1908 г. Г. Давенпортом, но наиболее полно и убедительно основные положения ее сформулировал американский генетик Д. Джонс в 1917 г. В основе теории доминирования лежат представления, по которым доминантность возникает в процессе эволюции; гены, благоприятно действующие на рост и развитие организма, становятся доминантными и полудоминантными, а гены, действующие неблагоприятно, — рецессивными. По этой теории гетерозис связан с многосторонним действием доминантных генов. Они, во-первых, подавляют возможное вредное действие своих рецессивных аллелей. Предположим, что скрещиваются две самоопыленные линии:  $aaBBccDD$  и  $AAbbCCdd$ . Пониженная жизнеспособность первой из них может быть связана с проявлением вредного действия рецессивных генов  $a$  и  $c$ , а второй — генов  $b$  и  $d$ . В полученном от скрещивания этих линий гибриде  $AaBbCcDd$  доминантные гены защитят гетерозиготу от вредного действия четырех рецессивных аллелей. Во-вторых, предполагается, что доминантные гены обладают аддитивным, или суммирующим, эффектом в отношении многих количественных признаков, по которым обычно и наблюдается проявление гетерозиса. Если развитие какого-либо признака контролируется, например, не одним доминантным геном, а двумя генами  $A$  и  $B$ , то легко представить, что у гибрида, получившего от самоопыленных линий оба эти гена, признак будет выражен сильнее.



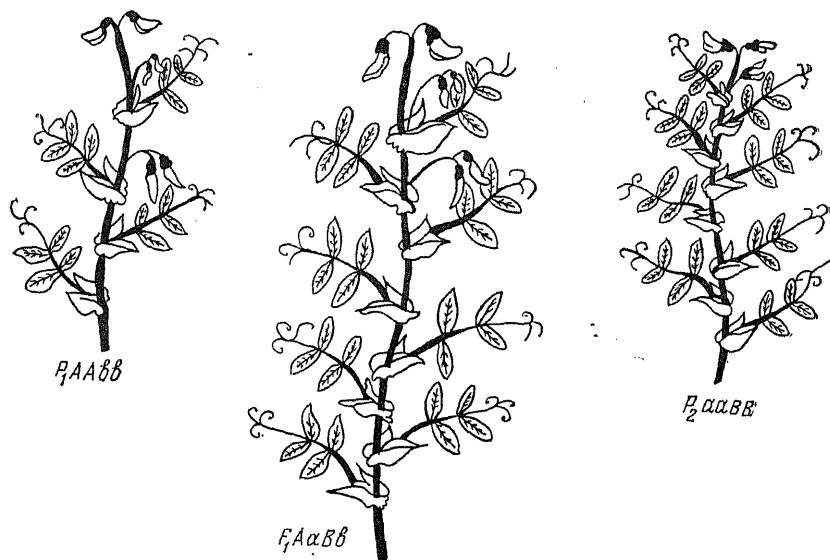


Рис. 117. Аддитивный эффект действия благоприятных доминантных генов при скрещивании двух сортов гороха:

$P_1$  и  $P_2$  — сорта, имеющие по одному доминантному гену;  $F_1$  — гибрид между ними, имеющий два аддитивно действующих доминантных гена.

Аддитивный эффект действия благоприятных доминантных генов в некоторых случаях обнаруживается очень наглядно. Ф. Кибл и С. Пелью в 1910 г. в одном из скрещиваний двух сортов гороха наблюдали, что гибриды  $F_1$  были выше любой из родительских форм. Объяснялось это тем, что на длину стебля растений оказывали влияние два различных доминантных гена: один из них вызывал удлинение междоузлий, другой увеличивал их число (рис. 117). Доминантные гены могут проявлять суммирующее действие во всех тех случаях, когда они определяют слагаемые какого-либо сложного количественного признака. Например, масса зерна одного початка кукурузы определяется числом зерен в ряду и массой 1000 зерен. Если эти элементарные слагаемые признака продуктивности определяются доминантными генами, вносимыми в гибрид разными родительскими формами, то он превзойдет последние по массе зерна одного початка.

В рассмотренных примерах более сильное развитие признака связывалось с действием двух и трех пар генов. Но, очевидно, аддитивный эффект доминантных генов может проявляться и в более сложных случаях, когда на развитие количественного признака будут действовать не две или три пары аллелей, а больше. Следовательно, чем больше локусов с доминантными благоприятными генами имеет гибрид, тем более мощным будет его развитие. Но по теории доминирования гетерозисный эффект благоприятных доминантных генов не исчерпывается подавлением вредных рецес-

сивов и аддитивным действием. Считается, что гетерозис может быть связан и с взаимодействием неаллельных доминантных комплементарных генов.

Доминантные гены, расположенные в разных локусах, в результате комплементарного взаимодействия могут оказывать более сильное влияние на развитие признака по сравнению с простым суммарным их эффектом ( $A \times B > A + B$ ) или обуславливать развитие нового признака. Комплементарное взаимодействие доминантных генов может проявляться в реакциях биосинтеза веществ, оказывающих положительное влияние на жизнедеятельность организма. Если допустить, что доминантные гены  $A$  и  $B$  необходимы для завершения синтеза определенного продукта, например какой-либо аминокислоты или витамина, то гомозиготы  $AAbb$  и  $aaBB$  не способны его осуществить, так как отсутствует один из дополнительных доминантных генов. В гибриде  $AaBb$ , полученном от скрещивания этих двух гомозиготных форм, в результате взаимодействия генов  $A$  и  $B$  «узкое место» будет преодолено. Способность такого гибрида заканчивать синтез определенного вещества может рассматриваться как одна из форм проявления гетерозиса.

Гетерозис, вызванный взаимодействием комплементарных генов, наблюдал У. Робинс. Он регистрировал скорость роста корней двух сортов томата в питательных растворах. У сорта Ред Карент рост корней ускорялся, когда в питательную среду добавляли витамин пиридоксин, а у сорта Иоганнесфейер ускоренное их развитие стимулировалось добавлением другого витамина — никотинамида.

У гибрида, полученного от скрещивания этих двух сортов, корни быстро росли во всех средах, в том числе и в той, в которой отсутствовали оба витамина. Благодаря взаимодействию двух неаллельных комплементарных доминантных генов у гибрида проявлялся гетерозис, выразившийся в более мощном развитии корней, так как преодолевались трудности биосинтеза по обоим локусам, контролирующим образование витаминов, необходимых для хорошего развития корневой системы томата.

Таким образом, теория доминирования утверждает, что гетерозис связан с тремя эффектами действия доминантных генов: подавлением ими вредных рецессивных аллелей, аддитивным эффектом и неаллельным комплементарным взаимодействием. Но если, как это следует из теории доминирования, гетерозис обусловлен набором в гибридах возможно большего числа доминантных генов, имеющих в популяции, то почему не удастся путем отбора по доминантным признакам закрепить его в последующих поколениях? Эта первая трудность, с которой столкнулись при объяснении гетерозиса теорией доминирования, заставила Д. Джонса сделать к ней в 1918 г. важное дополнение. Оно заключалось в том, что разные доминантные гены, дающие в сочетании гетерозис, находятся в разных хромосомах одной гомологичной пары вместе с близко расположенными вредными рецессивами и, следовательно, наследуются сцепленно. Например, если гибрид  $F_1$  имеет

в одной паре хромосом три доминантных гена, из которых два расположены в одной, а третий в другой гомологичной хромосоме  $\left(\frac{AbC}{aBc}\right)$ , то отбор в  $F_2$  гомозиготных форм по трем доминантным генам был бы возможен только при условии двойного кроссинговера между генами  $A$  и  $B$  и  $B$  и  $C$ . Тогда сочетание гамет с тремя доминантными генами  $ABC$  приводило бы к закреплению гетерозиса в  $F_2$ . Но вероятность осуществления двойного кроссинговера одновременно в нескольких парах хромосом гибрида ничтожно мала, т. е. закрепление гетерозиса практически невозможно. В то же время гибрид  $F_1$  имеет все доминантные гены обеих самоопыленных линий, и благодаря этому у него проявляется гетерозис.

Несмотря на то, что теория доминирования получила большое признание, она не может объяснить некоторых важных проявлений гетерозиса. Известно, что во многих случаях урожайность простых гибридов значительно превосходит суммарную урожайность обеих входящих в него самоопыленных линий. В то же время у такого гибрида общее число благоприятных доминантных генов не может быть больше, чем их имеется у обеих родительских форм. Поэтому нельзя проводить оценку и подбор самоопыленных линий для получения высокоурожайных гибридов прямо по показателям повышенной продуктивности. Известно, что для получения гетерозисных гибридов самоопыленные линии подбирают по их комбинационной способности.

Существенного видоизменения потребовало и основное положение теории доминирования о благоприятном действии доминантных и неблагоприятном действии рецессивных генов. Оказалось, что неблагоприятный эффект рецессивных генов проявляется, как правило, лишь когда они находятся в гомозиготном состоянии. В гетерозиготном же состоянии большинство рецессивных генов отрицательного влияния на жизнеспособность организма не оказывает. Многие естественные популяции перекрестноопыляющихся растений имеют в своем составе генотипы с большим числом неблагоприятных и даже летальных рецессивных генов, частота которых поддерживается отбором на определенном уровне. В специально поставленных опытах со свободноопыляющимися сортами кукурузы и ржи удаление вредных в гомозиготном состоянии рецессивных генов не сопровождалось повышением урожайности этих сортов.

Теория сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса аллельным взаимодействием генов в гетерозиготном состоянии. Основу этой теории составляет положение о том, что в результате взаимодействия пары аллелей в гетерозиготном состоянии гибрид должен иметь большую мощь по сравнению с гомозиготными формами как по доминантным, так и по рецессивным генам ( $AA < Aa > aa$ ). Предполагается, что доминантный и рецессивный гены в гетерозиготе выполняют несколько различающиеся функции и могут поэтому взаимно дополнять друг друга. По этой теории

нельзя получить гомозиготу, которая была бы так же мощно развита, как гетерозигота.

Сверхдоминантность может возникать и при взаимодействии доминантного гена с рецессивным аллелем, обладающим в гомозиготном состоянии летальным действием. Известно, что люди, гетерозиготные по гену гемоглобина крови, вызывающему серповидно-клеточную анемию, оказываются более устойчивыми к тропической малярии, чем гомозиготные, как по доминантным, так и по рецессивным генам данной аллельной пары.

Теория сверхдоминирования хорошо объясняет проявление гетерозиса у двойных межлинейных гибридов кукурузы. Как известно, такие гибриды, сохраняют продуктивность почти на том же высоком уровне, на каком она проявляется у составляющих их простых гибридов.

Взаимодействие генов по типу сверхдоминирования очень хорошо проявляется в скрещиваниях линий льна, обладающих устойчивостью к различным расам ржавчины. Оказалось, что множественные аллели, находящиеся в пяти хромосомных локусах, могут придавать устойчивость льну к нескольким десяткам рас ржавчины. Каждый ген придает устойчивость к одной специфической расе, а гетерозиготы по этим генам проявляют устойчивость к двум расам. Например, если линия с генотипом  $M_1M_1$  оказывается устойчивой к расе 1, а линия с генотипом  $M_2M_2$  — к расе 2, то гетерозигота  $M_1M_2$  не будет поражаться ни одной из этих рас. Легко представить, что если естественная популяция льна будет одновременно поражаться обеими расами, то выживут и дадут семена только гетерозиготные растения  $M_1M_2$ . Устойчивость к ржавчине таких гетерозигот основана на явлении сверхдоминирования.

Для обоснования теории сверхдоминирования большое значение имело экспериментальное установление фактов так называемого *моногибридного гетерозиса*, проявляющегося при скрещивании двух гомозиготных линий, которые различались только генами одной аллельной пары. Это явление наблюдали в опытах Р. Стадлер, Г. Штуббе, А. Густафссон и другие генетики, изучавшие искусственный мутагенез у чистых линий ячменя и кукурузы, различавшихся лишь по одному локусу.

Моногибридный гетерозис иногда проявляется даже в тех случаях, когда рецессивный ген в гомозиготном состоянии обнаруживает летальный эффект. Интересный случай моногибридного гетерозиса был установлен болгарским генетиком С. Даскаловым на томате. У сорта Кричимский консервный были обнаружены хлорофильные мутации *xantha*. Появление этих мутаций вызвано изменением нормального доминантного гена, контролирующего образование хлорофилла. Мутанты, гомозиготные по рецессивному гену *xantha*, из-за неспособности к фотосинтезу погибают через несколько дней после прорастания семян. Но их удавалось спасти путем прививки на нормальные зеленые растения. Тогда мутанты, используя пластические вещества подвоя, нормально развивались и образовывали жизнеспособные цветки. Такие цветки опылялись

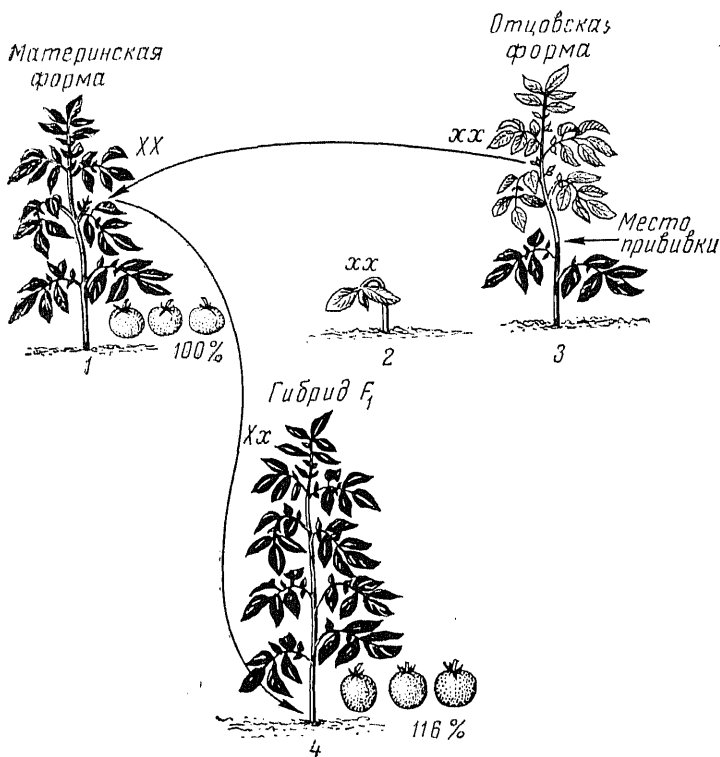


Рис. 118. Схема опыта по получению моногибридного гетерозиса у томатов: 1 — сорт Кричимский консервный с нормальным образованием хлорофилла; 2 — хлорофильная мутация *xantha*, полученная из того же сорта; 3 — та же мутантная форма после прививки на обычное растение (развивается нормально, зацветает и плодоносит); 4 — гибрид с проявлением гетерозиса (116% урожая плодов исходного сорта Кричимский консервный) (по Даскалову).

пыльцой обычных зеленых растений того же сорта Кричимский консервный. Из полученных семян развивались растения, значительно превосходящие по мощности исходный сорт. Эти гибридные растения отличались от обычных только по одному гену *xantha*, находящемуся у них в гетерозиготном состоянии. Следовательно, в данном случае наблюдался типичный моногибридный гетерозис (рис. 118).

Моногибридный гетерозис является очень удобной и широко используемой элементарной моделью для изучения биохимических основ гетерозиса при простейших аллельных взаимодействиях генов. На молекулярном уровне гетерозис проявляется в усилении синтеза нуклеиновых кислот и белков. Митохондрии простых межлинейных гибридов кукурузы превосходят митохондрии исходных самоопыленных линий по интенсивности окислительного фосфорилирования и содержанию АТФ (митохондриальный гетерозис). Ряд ученых на основании электрофоретического изучения компо-

нентов белков самоопыленных линий и полученных на их основе гибридов выдвигают предположение, что при гетерозиготности по отдельным генам под влиянием разных аллелей образуются изоферменты, которые при взаимодействии дополняют друг друга или образуют сложные «гибридные» молекулы, так называемые *гетеромультимеры*, обладающие более высокой ферментативной или другой активностью.

Явление сверхдоминирования установлено в большом числе экспериментов. Но теория сверхдоминирования не может объяснить многих фактов, наблюдаемых при гибридизации. У самоопыляющихся растений гибриды первого поколения далеко не всегда превосходят по мощности развития и продуктивности исходные родительские гомозиготные формы. У гибридов самоопыленных линий, улучшаемых путем конвергентных скрещиваний, несмотря на уменьшение гетерозиготности, продуктивность не только не снижается, но во многих случаях даже возрастает.

Гетерозис представляет собой настолько сложное биологическое явление, что трудно рассчитывать на возможность полного его объяснения теориями доминирования или сверхдоминирования. Очевидно, более правильно рассматривать основные их положения как составные части единой генетической теории гетерозиса, учитывая, что гетерозис связан с различными видами аллельного и неаллельного взаимодействия генов. Это положение в последнее время получило экспериментальное подтверждение. Так, например, Л. В. Хотылевой в диаллельных скрещиваниях инбредных линий кукурузы было показано, что высота растения и длина початка наследуются по типу сверхдоминирования, а в формировании числа рядов зерен главную роль играют аддитивные эффекты.

Важной задачей в проблеме гетерозиса является разработка молекулярно-генетических методов прямой оценки самоопыленных линий на специфическую комбинационную способность и прогнозирования эффекта гетерозиса без полевого испытания получаемых от них гибридов.

---

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

---

Одна из самых удивительных загадок природы состоит в том, что в результате слияния при оплодотворении двух половых клеток, в которых нет никаких зачатков или зародышей органов и признаков будущего организма, образуется зигота, производящая в процессе развития сложно организованную особь нового поколения. Происходящая при этом онтогенетическая изменчивость носит приспособительный характер. В результате большого числа последовательно проходящих митотических делений совершаются превращения, приводящие к дифференциации тканей зародыша и воспроизведению в строгой последовательности органов, всех признаков и свойств организма.

Изучение этих процессов составляет один из наиболее трудных и важных разделов генетики. Индивидуальное развитие (онтогенез) является следствием и отражением длительного исторического процесса взаимосвязи организма с внешней средой. Этот процесс путем отбора закрепляется в генотипе организма. Таким образом, индивидуальное развитие осуществляется на основе генотипа в определенных условиях внешней среды.

В процессе онтогенеза происходит дифференциация клеток соматических тканей, при этом претерпевают изменения и теряют в большинстве случаев однородность их ядра и хромосомы. Онтогенез, несмотря на его целостность, складывается из последовательно проходящих морфологических и физиологических процессов.

И. В. Мичурин одним из первых среди биологов обратил внимание на то, что растения проходят в своем развитии ряд различных этапов. Это свойство онтогенеза он успешно использовал для разработки метода воспитания гибридов многолетних плодовых растений в течение их индивидуального развития. Таким путем И. В. Мичурину удавалось, используя сложную гибридную природу семян плодовых растений, придавать им нужные хозяйственно-ценные свойства.

Важнейшим вопросом в проблеме онтогенеза является механизм действия и проявления генов. Решающий момент роста и развития — включение и выключение в отдельных группах клеток определенных генов в строго определенные моменты времени. Этот вопрос современная генетика решает, изучая функции генов в био-

синтезе специфических белков на разных этапах развития организма.

**Онтогенез** (от греч. *ontos* — существо, *genesis* — происхождение) процесс индивидуального развития организма от оплодотворенной яйцеклетки до его естественной смерти. Сигналом для начала деления воспроизводящей клетки и развития нового организма служит проникновение в яйцеклетку сперматозоида (спермия у растений) или действие какого-либо внешнего фактора.

У некоторых видов рыб, развивающихся исключительно партеногенетически, для начала развития зародыша необходимо, чтобы в икринку проник сперматозоид любого другого вида, который не вносит в ядро яйцеклетки свой хромосомный комплекс и в дальнейшем элиминируется. Но известны случаи, когда такого сигнала до начала развития яйцеклетки не требуется. Некоторые виды ящериц размножаются партеногенетически без какого-либо участия мужских гамет. Среди тлей есть виды с чередующимся половым и бесполом способом размножения: летом потомство развивается из неоплодотворенных яиц, весной и осенью у тех же насекомых яйца оплодотворяются самцами. Следовательно, сигналом для начала развития яйцеклетки этих организмов служит проникновение в нее сперматозоида или внешнее воздействие, например определенная температура.

**Основные этапы онтогенеза.** Развитие любого организма можно разделить на четыре последовательно проходящих периода.

I. *Эмбриональное развитие.* В этот период из оплодотворенной яйцеклетки возникает зародыш, а затем молодая, способная к самостоятельной жизни особь. Развитие нового организма начинается с момента оплодотворения. При этом ядро яйцеклетки сливается с ядром сперматозоида, материнские и отцовские хромосомы объединяются в одном общем ядре, и создается новый генотип, на основе реализации которого происходит все дальнейшее развитие организма. Оплодотворенная яйцеклетка (яйцо) сначала делится на две клетки, а затем последовательно на 4, 8, 16 и т. д. клеток.

II. *Постэмбриональное развитие.* Этот период продолжается от рождения организма до наступления у него половой зрелости.

III. *Зрелость и размножение.*

IV. *Старость.* Этот последний период заканчивается смертью организма.

Жизненный цикл покрытосеменного растения осуществляется в процессе формирования и развития органов, т. е. *органогенеза*, когда последовательно реализуется наследственная информация, запрограммированная в генотипе растения. Основные этапы органогенеза следующие: развитие зародыша, формирование семени, развитие почки, затем листа, корня, стебля и репродуктивных органов.

**Генетическая программа индивидуального развития.** Онтогенез представляет собой процесс реализации генетической информации. Он начинается с момента оплодотворения яйцеклетки, с зиготы.



По современным представлениям, зигота содержит записанную в структуре молекул ДНК генетическую программу развития будущего организма. Генетическая программа — система дискретных наследственных единиц, генов, определяющая целостность, специфику и закономерную смену этапов развития организма от оплодотворенной яйцеклетки до взрослой особи. На основе взаимодействия ядра и цитоплазмы действующая на принципе обратных связей кибернетическая система регуляции осуществляет в онтогенезе наследственную программу развития организма.

Дочерние клетки развивающейся зиготы получают информацию, которая позволяет им во взаимодействии с условиями внешней среды вырасти в заранее predetermined организм. В совершенно одинаковых условиях выращивания ржи и пшеницы, например в водных питательных растворах, при одном и том же питании, освещении, влажности, температуре, будет реализовываться наследственность, присущая этим двум различным родам растений. Следовательно, наследственность нельзя определять как свойство организмов требовать для своего развития определенных условий. В любых условиях, если они не вызывают гибели организма, зигота пшеницы развивается в растение пшеницы, а из оплодотворенной яйцеклетки ржи вырастает рожь.

Хорошо известно, что комнатное растение бегонию можно размножать путем окоренения отдельных очень небольших участков ткани листа, деревья какао в тропиках разводят, высаживая в грунт отдельные листья. Небольшой кусочек корневища пырея ползучего, если на нем имеется хотя бы одна почка, вырастает в новое растение. Если из зрелого яйца лягушки извлечь или убить в нем ультрафиолетовыми лучами собственное ядро и пересадить

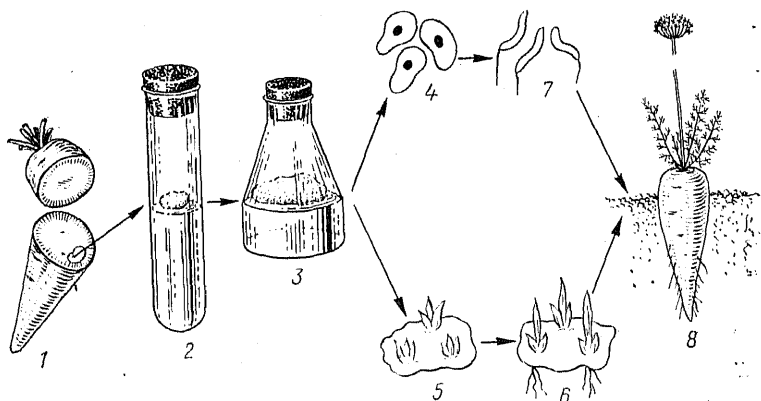


Рис. 119. Схема регенерации растения моркови из кусочка флоэмной ткани корнеплода:

1 — исходный корнеплод моркови; 2 — получение каллуса на кусочке флоэмной ткани корнеплода; 3 — искусственно выращиваемая культура ткани из каллуса; 4 — культура клеточных суспензий; 5 — закладка почек в каллусе; 6 — рост этих почек; 7 — зародышеобразные структуры, полученные из отдельных клеток; 8 — регенерация целого растения (по Р. Г. Бутенко).

в него ядро из стенки кишечника, мышцы, зачатка глаза или другой высокоспециализированной клетки, то такая зигота развивается в нормального головастика, а затем в лягушку. Кусочек флоэмы из корнеплода моркови, выращенный в культуре ткани, регенерирует в целое растение (рис. 119). Следовательно, в процессе индивидуального развития и специализации клеток генетическая информация в них не уменьшается, все гены полностью сохраняются, и поэтому при подходящих внешних условиях из каждой такой клетки может развиваться целый организм.

Все клетки организма, в каких бы тканях и органах они ни находились, содержат полный набор генов, такой же, какой имела зигота. Но в каждой клетке действует только часть генов, связанная с дифференциацией и функциями данного типа клеток. Одни гены функционируют во всех клетках (например, контролирующие дыхание, проницаемость мембран, синтез АТФ и ряд других общих свойств), другие только в некоторых из них. Каждая клетка характеризуется своим набором активных генов.

Чем более специализированы клетки, тем меньше в них активных генов. Например, клетки эритроцитов осуществляют одну единственную функцию переноса кислорода крови, связываемого белком гемоглобина. При дифференциации этих клеток в активном состоянии находятся только гены, контролирующие образование гемоглобина. Поскольку во всех других клетках организма не содержится гемоглобина, гены, контролирующие его синтез, наоборот репрессированы в них. В фенотипе проявляется только около 1% генетической информации. Остальные гены, происходящие от далеких предков, прочно заблокированы.

Но разные гены работают не только в различных клетках, но и в разное время, в разные периоды развития особи. На рисунке 120 показана микрофотография работающего гена.

**Дифференциальная активность генов.** Образование в процессе развития из однородных клеток разнообразных по морфологическим признакам и функциям типов клеток, тканей и органов назы-

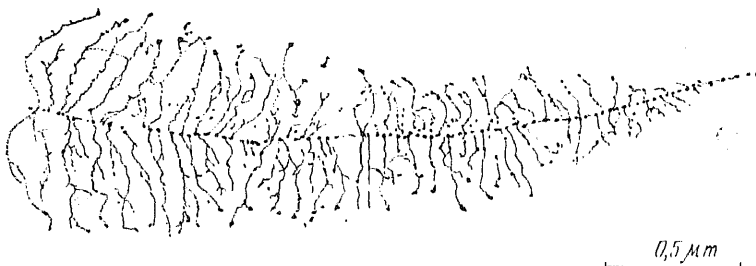


Рис. 120. Микрофотография работающего гена: осевая нитевидная структура — ДНК, соответствующая одному гену; перпендикулярные ветви — нити информационной РНК; маленькие комочки у основания каждой ветви — молекулы синтезирующего фермента РНК-полимеразы; молекулы фермента передвигаются справа налево, считывая ген, в соответствии с этим нити *и*-РНК удлиняются справа налево, образуя как бы елку (по А. Баеву).

вается *дифференциацией*. В основе дифференциации организма лежит различная активность генов. В специализированных клетках работает ограниченная группа генов, большая их часть репрессирована. Дифференцированная клетка проявляет только небольшую часть содержащейся в ней информации, большая же часть ее подавлена. Но так как ДНК и гены во всех клетках одинаковы, их дифференциальная активность должна определяться какими-то другими механизмами, включение которых прямо с действием генов не связано. Такими механизмами дифференциальной активности генов являются: различия в структуре цитоплазмы, клеточная индукция и гормоны.

Как осуществляется хромосомная регуляция общей активности клетки и генная регуляция синтеза соответствующего фермента у растений, можно показать на следующем примере. Клетки, ткани, органы растения могут быть живыми, дышать, но, находясь одновременно в состоянии покоя, не расти, если даже для этого имеются самые благоприятные условия. Почки («глазки») свежесобранных клубней картофеля длительное время находятся в состоянии покоя и начинают прорастать только через несколько недель после уборки. Но если на покоящиеся клетки подействовать гормоном — гибберелловой кислотой, то глазки начнут прорастать. В состоянии покоя геном картофельного глазка полностью репрессирован и не может синтезировать РНК *in vitro*. Если из покоящихся глазков выделить хроматин, то и он при добавлении полимеразы не способен к синтезу РНК. В то же время глазки, вышедшие через известное время из состояния покоя, синтезируют РНК *in vitro*, а выделенный из них хроматин при добавлении полимеразы способен к синтезу РНК, зависящему от ДНК. Таким образом, гормон гибберелловая кислота в данном случае играет роль эффектора, выводящего из состояния репрессии весь геном. Вследствие этого включается механизм синтеза РНК, на основе которого начинаются синтез ферментов, репликация ДНК, деление клеток и рост.

Активность генов можно непосредственно наблюдать под микроскопом на гигантских хромосомах слюнных желез дрозофилы и хирономуса (*Chironomus dorsalis*). Функциональные изменения хромосом выражаются в образовании своеобразных вздутий — пuffedов. Пuffedы — локусы хромосом, в которых осуществляется синтез *и*-РНК, т. е. происходит интенсивная работа генов (рис. 121). На разных стадиях развития и метаморфоза личинки меняется число и место образования пuffedов, так как в процессе онтогенеза функциональная активность различных генов изменяется. В каждой клетке на разных стадиях развития особи имеется свой характерный набор пuffedов. У дрозофилы, например, обнаружено 108 пuffedов, которые последовательно сменяют друг друга в ходе индивидуального развития.

И. И. Кикнадзе в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР детально изучила функционирование всех четырех хромосом у хирономуса на различных стадиях развития

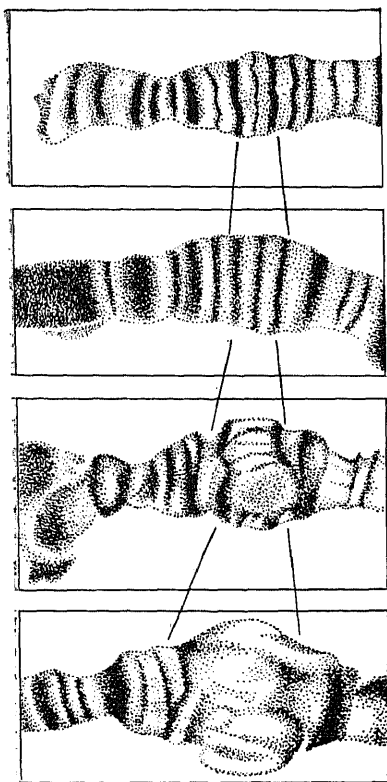


Рис. 121. Развитие пуффа в одном из локусов второй хромосомы *Chironomus dorsalis* (по И. И. Кикнадзе и Г. Е. Себелевой).

4) развитие дифференцированных клеток, признаков и свойств организма на основе преобразования белковых молекул в цепи сложных, последовательно связанных биохимических и морфобиологических превращений.

**Живой организм — саморегулирующаяся и самовоспроизводящаяся биологическая система.** Существование этой системы обеспечивается непрерывным обменом веществ со средой, из которой она получает энергию и нужные химические вещества. Поэтому с точки зрения термодинамики живые организмы являются открытыми работающими системами. В основе существования и развития живых существ лежит постоянное самообновление белков и нуклеиновых кислот, программируемое действием генов. Вместе с тем само существование и деятельность генов возможны только при наличии соответствующих белков. Вся совокупность регулирующих механизмов организма направлена на поддержание постоянства внутренней среды (гомеостаза) в ответ на его нарушение под влиянием внешних и внутренних воздействий. Информация

личинки и при ее окукливании. Оказалось, что по мере развития личинки закономерно изменялось возникновение пуффов и, следовательно, менялись функции хромосом. Количество пуффов в IV возрасте личинки возросло со 100 до 160. Молодая куколка также имела очень много пуффов. Но у поздней куколки перед наступлением метаморфоза сохраняется лишь небольшое их число.

Итак, генетическая информация в процессе развития организма реализуется в следующих последовательных и взаимосвязанных этапах:

- 1) активация хромосом и генов под влиянием внутренних и внешних факторов дифференциации;
- 2) образование хромосомных пуффов и синтез *m*-РНК на активированных генах;

- 3) синтез специфических белков на матрицах *m*-РНК в рибосомах цитоплазмы;

от гена посредством *m*-РНК передается в цитоплазму. Но ген в то же время воспринимает информацию со всех структурных уровней организации особи и из внешней среды. Он — часть молекулы ДНК, которая вместе с белками-гистонами входит в состав хромосом. Хромосомы находятся в ядре, а ядро — в цитоплазме клетки. Совокупность определенного типа клеток образует ткань. Ткань — составная часть организма.

Изменения в функционировании отдельных генов или их групп основаны на взаимоотношениях организма с внешней средой. Реакция организма со средой проявляется во включении или выключении в органах или тканях соответствующих биохимических процессов, основанных на деятельности генов. В процессе взаимодействия целостного организма с внешней средой его гомеостаз обеспечивается совокупностью всех механизмов регуляции.

**О ненаследовании признаков, приобретаемых организмами в индивидуальном развитии.** На протяжении не одного столетия вопрос о наследовании признаков, приобретаемых организмами в процессе онтогенеза (адаптивных онтогенетических изменений организма), был наиболее сложным и дискуссионным. Споры по нему продолжаются и в настоящее время. Но сейчас совокупность теоретических и экспериментальных данных позволяет утверждать, что проблема наследования признаков, приобретаемых организмами в индивидуальном развитии, реально в науке не существует, она относится к числу мнимых проблем. Как в физике нет проблемы вечного двигателя, в математике нереальна квадратура круга, так в биологии не существует проблемы наследования признаков, приобретаемых организмами в онтогенезе. Оно невозможно в связи с тем, что признаки не передаются по наследству. В воспроизводящих половых и вегетативных клетках нет никаких зачатков или зародышей признаков организма, и все они исчезают вместе с его смертью. Развитие признаков в каждом новом поколении организмов происходит заново на основе передачи наследственных молекулярных структур — генов. Но гены не представляют собой зачатков каких-либо признаков. На их основе внутри клетки складывается особый молекулярный уровень биологической организации, отвечающий задачам функционирования и самовоспроизведения управляющих систем в виде генетического кода. Первичная структура ДНК, в которой записаны генетическая программа, генетический код, не испытывает изменений в процессе индивидуального развития и сохраняется на всех этапах онтогенеза. Ее в состоянии изменить только мутации структурных и регулярных генов.

Генетическая информация, генотип реализуется в фенотипе. Хорошо известно, что передача наследственной информации от генотипа к фенотипу, от гена к признаку осуществляется путем деления клеток и в процессе биосинтеза белков-ферментов посредством переноса *m*-РНК из ядра в цитоплазму. В то же время механизм передачи информации от фенотипа к генотипу, от признака к гену в онтогенезе не установлен. Это не значит, что наука еще не выяснила механизм осуществления этого процесса, он вообще

принципиально невозможен. Биологические системы, в которых возникали бы прямые адекватные связи от признака к молекулярной структуре, на основе которой он развивается, неминуемо отбрасывались бы естественным отбором на самых ранних ступенях зарождения жизни, и ее развития не происходило бы. Если бы под влиянием неблагоприятных условий, например засухи, возделываемые растения наследственно ухудшались соответственно снижению их продуктивности, то возделывание сельскохозяйственных культур и земледелие вообще были бы невозможны. Но подобного явления в природе не происходит. Целостности организма нет в системе генотипа, она возникает как качественно новое явление в процессе онтогенеза. Поэтому связи внутреннего и внешнего в целостных живых системах исключают причинно-следственные отношения от изменения признаков к адекватным изменениям молекулярных структур генов. Фенотипические изменения не могут соответственно изменять химию генов. Вот почему существующее среди некоторых ученых представление, что «изменение генотипа адекватно, соответственно воздействию условий внешней среды», неверно.

Механизм обратной связи от фенотипа к генотипу, от признака к гену действует в филогенезе через отбор фенотипов, лучше приспособленных к данным внешним условиям. При этом отбор погашает старые прямые связи от генотипа к фенотипу и утверждает новые, возникающие на основе рекомбинаций или изменения химической структуры наследственного материала (мутации) воспроизводящих клеток, и приобретает значение творческого фактора в эволюции и селекции.

В ряде случаев потомство наследует от отцовского (мужского) организма такие признаки и свойства, которыми его тело не обладает. Например, у крупного рогатого скота ценность производителей определяется по их способности передавать дочерям гены высокой молочной продуктивности и жирности молока. По этим признакам у всех молочных пород известны выдающиеся элитные экземпляры производителей и разработан метод их оценки по потомству дочерей. В данном случае, очевидно, невозможно говорить о передаче им вышеуказанных признаков. Никакие приемы изменения наследственности этих признаков путем воспитания применить нельзя хотя бы просто потому, что у быка-производителя они отсутствуют. Признаки молочной продуктивности и жирномолочности развиваются в потомстве женских особей на основе генотипов обоих родителей и под влиянием условий кормления и содержания.

Совершенно аналогичная картина наблюдается в наследовании свойств яйценоскости и крупности яиц и кур. Установлено, что наследственность самцов (петухов) для развития этих признаков имеет не меньшее, а даже несколько большее значение, чем наследственность, передаваемая по материнской линии.

---

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ

---

### УЧЕНИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ

Все виды организмов состоят из популяций. Вид — это основная систематическая единица, реально существующая в природе, занимающая определенный ареал и представляющая совокупность родственных по происхождению особей, качественно отличных от других видов и не скрещивающихся с ними. *Популяцию* можно определить как совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей особей данного вида. Популяция — это главный структурный элемент вида, форма его существования в данных условиях. На основе генетических преобразований в популяциях идут микроэволюционные процессы, завершающиеся видообразованием, изучение которых имеет для теории селекции и эволюционного учения первостепенное значение.

Вид постепенно складывается и приспосабливается отбором к определенным экологическим условиям на основе генетических преобразований, происходящих в популяциях часто с такой быстротой, что их нельзя объяснить действием индивидуального отбора. Приспособление вида к меняющимся условиям среды не сводится к морфологическим и физиологическим изменениям отдельных особей или их признаков. В эволюции и селекции происходит не просто изменение признаков и свойств организмов, а идет замена одной нормы реакции генотипа популяции другой. Эволюцию организмов нельзя представлять только как физический процесс их изменчивости в тех или иных условиях среды, она действует на популяции. *Эволюция* — исторический процесс преобразования групп особей.

Вид представляет собой генетически закрытую систему, популяция — система генетически открытая. Поэтому процесс видообразования в общей форме сводится к преобразованию генетически открытых систем в генетически закрытые. Несмотря на дискретное строение наследственных единиц, изменчивость организмов имеет непрерывный характер, а эволюционный процесс принципиально безграничен. Популяция является его элементарной единицей.

Основополагающее значение для генетики популяций имели работы С. С. Четверикова. В 1926 г. он опубликовал статью «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения совре-

менной генетики», в которой обосновал учение о генетической структуре популяций, разработал методы генетического анализа наследственности популяций и показал, что все эволюционные события происходят внутри популяции, которая, как губка, «насыщена» мутациями. После этой работы Н. П. Дубинин, С. Райт и другие ученые развернули экспериментальные и теоретические исследования, на основе которых впоследствии сформировалось учение о генетике популяций, возникла *популяционная генетика*. Она изучает законы динамики генетических преобразований, происходящих в природных и экспериментальных популяциях животных, растений и микроорганизмов.

Эволюция организмов совершается путем непрерывной замены в популяциях одних генотипов другими. Генетическая изменчивость популяций складывается из мутационной и комбинационной изменчивости. Каждая популяция имеет определенный генофонд, генетическую структуру, связанную с составом хромосомного набора и относительным количеством разных генов. Генетическая структура популяции определяет ее свойства. На формирование и обособление популяций, их структуру оказывают влияние многие факторы: интенсивность и направление отбора, способ размножения, миграции, характер и темп мутационной изменчивости, численность особей, различные виды изоляции и др. Главным из них является отбор. Большое влияние на генетические процессы и структуру популяций оказывает способ размножения. В связи с этим популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений существенно различаются.

Давая определение популяции, мы в качестве одного из важнейших ее свойств назвали возможность свободного скрещивания особей друг с другом. Если группа особей какого-либо вида размножается путем самоопыления и возможность перекрестного опыления у них исключена, то это не популяция. Однако в природе почти нет таких видов растений, которые размножались бы исключительно путем самоопыления. Даже у самых строгих, облигатных самоопылителей хотя и редко, но растения переопыляются или, во всяком случае, способны переопыляться. Следовательно, в любой группе растений-самоопылителей составляющие ее отдельные линии могут обмениваться генетическим материалом, передавать возникающие наследственные изменения друг другу, и она может рассматриваться как потенциальная популяция. Но скорость передачи возникающих наследственных изменений от одних особей другим у самоопылителей очень мала, и поэтому процесс превращения линии в популяцию может быть так длителен, что на протяжении жизни сорта, например, этого обычно не происходит.

Многие гибридные и линейные сорта пшеницы по силе проявления гетерозиса при скрещивании в определенных комбинациях друг с другом не уступают самоопыленным линиям кукурузы. Следовательно, многие генетически однородные сорта самоопыляющихся культур так же качественно отличаются от популяций, как от них отличаются самоопыленные линии у перекрестноопыляю-



щихся растений. Рассмотрим более подробно влияние способа опыления на генетическую структуру и динамику популяции самоопыляющихся растений.

Представим себе для простоты, что популяция какого-либо самоопыляющегося растения состоит из двух линий  $AA$  и  $aa$ , гомозиготных по одной паре аллелей, и отбор по признакам, определяемым этими генами, не действует. До тех пор, пока не произойдет мутация или переопыление между растениями двух указанных линий, в популяции будут сохраняться в исходном отношении только эти два генотипа. Но в результате мутации или скрещивания может появиться гетерозиготная особь  $Aa$ . Тогда популяция будет представлена тремя генотипами:  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Проследим, как скажется на структуре этой самоопыляющейся популяции появление нового генотипа.

Все особи  $AA$  и  $aa$ , самоопыляясь, будут воспроизводить свои генотипы. Из гетерозиготного же растения при самоопылении возникнут как гетерозиготные, так и гомозиготные особи, при этом количество первых будет с каждым поколением уменьшаться. Это видно из следующей схемы:

$$\begin{array}{rccccccc}
 P & Aa & \times & Aa & & & \\
 F_1 & AA & + & 2Aa & + & aa & \\
 & \downarrow & & \downarrow & & \downarrow & \\
 F_2 & 4AA & 2AA + 4Aa + 2aa & & & 4aa & \\
 & & \text{или} & & & & \\
 & & 3AA + 2Aa + 3aa & & & & 
 \end{array}$$

Относительное число разных генотипов в потомстве одного гетерозиготного по одной аллельной паре растения при полном самоопылении и одинаковой плодовитости всех особей можно вычислить по формуле:

$$2^{n-1} \cdot AA : 2Aa : 2^{n-1} \cdot aa,$$

где  $n$  — число поколений.

В  $F_2$ , например, будет  $3AA + 2Aa + 3aa$  генотипов. Пользуясь этой формулой, можно сделать расчеты численности гетерозиготных и гомозиготных особей при размножении одной гетерозиготы в любом поколении (табл. 20).

Из приведенных данных видно, что число гетерозиготных особей все время остается неизменным, а число гомозиготных непрерывно возрастает. Это приведет к тому, что возникающие в результате мутаций или скрещивания гетерозиготные формы с течением времени из популяций выпадут, и она по-прежнему останется разделенной на исходные линии. Очевидно, тот же самый результат будет получен и в популяции, являющейся потомством одного гетерозиготного растения  $Aa$ . Если исходное растение будет гетерозиготным по двум парам аллельных генов, например  $Aa$ —

20. Изменение численности и процентного соотношения различных генотипов в потомстве одной гетерозиготной особи при полном самоопылении

Генотипы	Поколения										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	20
AA	1	3	7	15	31	63	127	255	511	1023	1 047 000
Aa	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
aa	1	3	7	15	31	63	127	255	511	1023	1 047 000
% гетерозиготных особей	50	25	12,5	6,2	3,1	1,6	0,8	0,4	0,2	0,1	0,00009

и  $B-b$ , через двадцать поколений образуется популяция, состоящая из четырех чистых линий:  $AA$ ,  $aa$ ,  $BB$ ,  $bb$ .

В популяциях самоопылителей рецессивные мутации быстро переходят в гомозиготное состояние, проявляются фенотипически и попадают под действие отбора. Оценку доминантным мутациям отбор здесь дает сразу же. Благодаря этому популяции самоопыляющихся растений быстро освобождаются от летальных, полулетальных и вредных генов и сохраняют в своем генофонде гены, обуславливающие повышение жизнеспособности и плодовитости.

Все животные и подавляющее большинство растений представлены видами, размножающимися путем свободного скрещивания. Эволюционные процессы в популяциях таких организмов протекают очень сложно и подчиняются определенным закономерностям.

**Закон Харди — Вайнберга.** В 1908 г. английский математик Г. Харди и немецкий врач Н. Вайнберг независимо друг от друга установили закон, которому подчиняется частота распределения гетерозигот и гомозигот в свободно скрещивающейся популяции, и выразили его в виде алгебраической формулы. Оказалось, что частота членов пары аллельных генов в популяции распределяется в соответствии с коэффициентом разложения биннома Ньютона  $(p+q)^2$ . Закон Харди — Вайнберга выражает вероятностные распределения генотипов в любой свободно скрещивающейся популяции. Но действие этого закона предполагает выполнение ряда обязательных условий: 1) популяция имеет неограниченно большую численность; 2) все особи в популяции могут совершенно свободно скрещиваться; 3) гомозиготные и гетерозиготные по данной паре аллелей особи одинаково плодовиты, жизнеспособны и не подвергаются отбору; 4) прямые и обратные мутации происходят с одинаковой частотой или они так редки, что ими можно пренебречь. Совершенно очевидно, что все эти условия в реально существующих популяциях невыполнимы, и закономерности, установленные Харди и Вайнбергом, правильны только для идеальной популяции. Но этот закон является основой для анализа динамики генетических преобразований, совершающихся в реальных естественных популяциях при нарушениях, вызываемых действием эволюционных факторов: отбора при возникновении мутаций, ограничении численности особей и т. д. Этот закон необходим для любого изучения эволюционных процессов.

Распределение аллелей в неограниченно большой популяции при свободном скрещивании, отсутствии отбора и без возникновения мутаций устанавливается на основе концентрации генов, имеющих в популяции. Концентрация генов — относительная частота их в популяции.

21. Возможные комбинации гамет в популяции при свободном скрещивании

Спермии	Яйцеклетки	
	$pA$	$qa$
$pA$	$p^2AA$	$pqAa$
$qa$	$pqAa$	$q^2aa$

Рассмотрим соотношения генотипов в популяции по одной паре аллельных генов  $A$  и  $a$ . Выразим частоту гена  $A$  величиной  $p$ , а частоту его рецессивного аллеля  $a$  через  $q$ . Поскольку каждый ген одной аллельной пары может быть либо  $A$ , либо  $a$ , их частоты  $p+q=1$ . Следовательно, зная частоту одного гена, можно легко вычислить частоту другого. Так, если частота гена  $A$  равна  $p$ , то частота гена  $a$  будет равняться  $1-p$ . В связи с равномерным распределением генов между особями у них образуется  $p$  яйцеклеток с геном  $A$  и  $q$  спермиев с геном  $a$ . Так как скрещивание происходит свободно, равновероятно сочетание между собой всех указанных женских и мужских гамет (табл. 21).

В итоге получается:  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$ . Это алгебраическое выражение и представляет собой формулу закона Харди — Вайнберга, из которой следует, что:

число гомозиготных доминантных особей равно квадрату частоты доминантного гена ( $p^2$ );

число гомозиготных рецессивных особей равно квадрату частоты рецессивного гена ( $q^2$ );

число гетерозиготных особей равно удвоенному произведению частот обоих аллелей ( $2pq$ ).

По закону Харди — Вайнберга в свободно скрещивающейся популяции исходное соотношение в потомстве гомозигот (доминантных и рецессивных) и гетерозигот остается постоянным. Например в популяции, в которой распределяется одна пара аллельных генов  $A$  и  $a$ , особи будут иметь один из следующих трех генотипов:  $AA$ ,  $Aa$  или  $aa$ . Другие сочетания невозможны. Предположим, что эти генотипы находятся в популяции в отношении  $\frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa$ . Так как возможности для свободного скрещивания между собой носителей всех трех генотипов одинаковы, очевидно, исходное отношение гомозигот и гетерозигот должно сохраниться в потомстве. Докажем это, установив все возможные скрещивания и их частоту (табл. 22).

Сокращая, получим  $\frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa$ . Следовательно, любая популяция, в которой распределение аллельных генов  $A$  и  $a$  соответствует отношению  $p^2AA + 2pAa + aa$ , находится в состоянии генетического равновесия. Если в такой популяции не действует отбор и не возникают мутации, исходная относительная частота аллелей сохраняется во всех последующих поколениях.

Пользуясь формулой Харди — Вайнберга, можно в некоторых простейших случаях определить в популяции концентрацию генов

22. Частота гомозигот и гетерозигот в потомстве свободно скрещивающейся популяции

$$\frac{1}{4} AA \quad \frac{1}{2} Aa \quad \frac{1}{4} aa$$

Скрещивание		Частота	Число гомозигот и гетерозигот в потомстве
AA	AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} AA$
AA	Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{16} Aa$
AA	aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} aa$
Aa	AA	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{16} Aa$
Aa	Aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{8} Aa + \frac{1}{16} aa$
Aa	aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} Aa + \frac{1}{16} aa$
aa	AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} Aa$
aa	Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} Aa + \frac{1}{16} aa$
aa	aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} aa$
Всего			$\frac{4}{16} AA + \frac{8}{16} Aa + \frac{4}{16} aa$

какой-либо аллельной пары. Если в популяции известна частота проявления рецессивного генотипа, то можно вычислить частоту двух других генотипов данной пары аллелей. Покажем это на таком примере. На участке площадью 0,25 га насчитали 10 000 всходов кукурузы. Из них 9996 растений нормальные зеленые, а 4 дали желтые проростки. Известно, что это явление связано с переходом в гомозиготное состояние рецессивного гена, вызывающего хлорофильную мутацию. Следовательно, в этой популяции частота доминантного фенотипа равна 99,96%, а рецессивного — 0,04%. Поскольку рецессивный генотип полностью фенотипически проявляется, его соотношение в популяции с двумя другими генотипами выразится как  $aa = q^2 = 0,0004$ . Следовательно, концентрация рецессивного гена  $a = \sqrt{q^2} = \sqrt{0,0004} = 0,02$ , или 2%. Тогда концентрация доминантного гена  $A$  будет равна  $p = 1 - 0,02 = 0,98$ , или 98%.

Теперь можно определить соотношение в популяции гомозигот ( $AA$ ) и гетерозигот ( $Aa$ ). Число гомозигот  $AA$  будет равно  $p^2 = 0,98^2 = 0,9604$ , или  $96,04\%$ .

Гетерозиготные растения  $Aa$  имеют нормальную зеленую окраску и по внешнему виду не отличаются от доминантных гомозиготных растений  $AA$ , но они несут рецессивный ген, вызывающий образование желтых проростков, и мы можем определить их число в популяции:

$$Aa = 2pq = 2 \cdot 0,98 \cdot 0,02 = 0,0392, \text{ или } 3,92\%.$$

В итоге сделанных нами расчетов распределение генотипов в популяции кукурузы будет следующим:

$AA$  (гомозиготные доминантные, зеленые)  $= p^2 = 96,04\%$ ;

$Aa$  (гетерозиготные, зеленые)  $= 2pq = 3,92\%$ ;

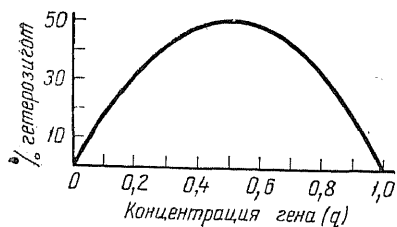
$aa$  (гомозиготные рецессивные, желтые)  $= q^2 = 0,04\%$ .

У человека известно опасное наследственное заболевание нарушения обмена — фенилкетонурия, при котором незаменимая аминокислота фенилаланин накапливается в крови и выделяется с мочой. Больные фенилкетонурией лишены одной из двух фракций белка, необходимых для нормального течения сложной биохимической реакции превращения фенилаланина в тирозин. Установлено, что фенилкетонурия передается одним рецессивным геном и проявляется только у организмов, гомозиготных по этому гену. По данным медицинской генетики, концентрации этого гена  $q = 0,005$ , а частота гетерозигот  $2pq = 2 \cdot 0,995 \cdot 0,005 = 0,01$ . Следовательно, один человек из 100 — носитель фенилкетонурии. Это заболевание обычно всегда сопровождается умственной отсталостью. Но при ранней диагностике и вскармливании ребенка на специальной диете с пониженным содержанием фенилаланина и при регулировании его содержания в моче и крови можно заметно улучшить состояние больного.

Данные по наследованию альбинизма у кукурузы и фенилкетонурии у человека показывают, что даже при очень небольшой встречаемости нежелательных гомозигот по вредным рецессивным генам число гетерозигот, являющихся их носителями, в популяции относительно велико. При инбридинге, а у человека при родственных браках — вероятность встречи гетерозигот, выделяющих вредные и летальные гены, резко возрастает. Из формулы  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$  следует, что распределение генотипов в популяции зависит от концентрации доминантного ( $p$ ) и рецессивного ( $q$ ) аллельных генов.

Зависимость распределения частот генотипов от концентрации аллелей была исследована и выражена графически Д. Лешем (рис. 122). По данным рисунка можно установить, что заметное изменение частоты гетерозиготных генотипов происходит только при значительном изменении концентрации аллелей. При колебании концентрации аллелей в пределах  $0,35—0,65$  процент гетерозигот в популяции изменяется незначительно.

При комбинационной изменчивости генотипы могут распределяться по двум или нескольким независимым парам аллелей. В этих случаях распределение генотипов происходит на основе равновероятных сочетаний компонентов трехчленных формул по каждой паре аллелей.



Фиг. 122. Зависимость распределения частот генотипов от концентрации аллелей (по Лешу).

Закон Харди — Вайнберга можно назвать законом равновесия генных концентраций в свободно скрещивающихся (панмиксических) популяциях. Этот закон утверждает, что при отсутствии факторов, изменяющих концентрацию генов, популяция может иметь любые соотношения аллелей, и при этом относительные частоты каждого из них постоянны в поколениях. Если популяция под влиянием каких-либо

причин выводится из состояния равновесия, т. е. изменяется относительная концентрация аллелей, то в следующем поколении в ней вновь на основе свободного скрещивания устанавливается равновесное распределение генотипов. Поясним это на следующем примере. Исходные концентрации аллелей в популяции  $A=p=0,95$ ;  $a=q=0,05$ . Равновесное распределение генотипов в популяции:  $AA=p^2=0,9025$ ;  $Aa=2pq=0,0950$ ;  $aa=q^2=0,0025$ .

Пусть в этой популяции установились новые концентрации аллелей  $A=p=0,70$ ;  $a=q=0,30$ . Тогда в следующем же поколении после скрещивания будет новое равновесное распределение генотипов (табл. 23).

Это равновесие генотипов будет сохраняться в популяции до тех пор, пока под влиянием какого-либо фактора снова не изменится концентрация аллелей. Скрещивание, в результате которого старое равновесное распределение генотипов преобразуется в новое на основе изменившейся концентрации аллелей, называется *стабилизирующим скрещиванием*. Постоянная смена состояний равновесия и перестройки генетического состава популяции лежит в основе эволюции.

Установление в популяции равновесных состояний генотипов путем стабилизирующих скрещиваний в соответствии с законом Харди — Вайнберга предполагает соблюдение следующих условий.

1. Концентрация аллелей в популяции не должна изменяться под влиянием прямых и обратных мутаций. Ген  $A$  не изменяется в ген  $a$ , и наоборот. Иными словами, популяция не должна подвергаться давлению мутационного процесса.

2. Популяция не должна испытывать на себе давление отбора. Особи, имеющие разные генотипы ( $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ), должны обладать одинаковой жизнеспособностью и плодовитостью, иначе генетическая структура популяции будет изменяться в результате отбора.

3. На популяции не должно сказываться давление миграции, т. е. проникновение и вовлечение в скрещивание особей из других популяций с другими соотношениями генов.

4. Популяция должна иметь настолько большую численность, чтобы на концентрации генов не сказывались случайные отклонения, неизбежные при ограниченных выборках.

23. Установление новой равновесной частоты генотипов в поколениях при изменении концентрации аллелей

Поколение	Частота генотипов			Концентрация аллелей	
	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	<i>A</i>	<i>a</i>
Исходное	0,9025	0,0950	0,0025	0,70	0,30
1-е	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30
2-е	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30
3-е	0,49	0,42	0,09	0,70	0,30
<i>n</i> -е	$p^2$	$2pq$	$q^2$	$p$	$q$

5. На популяцию не должны оказывать влияние факторы изоляции. Скрещивание между особями должно осуществляться на основе случайных равновероятных возможностей всех генных сочетаний популяции.

В реальных, как естественных, так и селекционных, популяциях названные условия не выполняются. Генетическая структура популяций претерпевает непрерывные изменения, одни генотипы заменяются другими, в результате чего в процессе эволюции и селекции преобразуется наследственность видов, пород животных и сортов растений. Этот процесс совершается через изменение генетических структур популяций под влиянием мутаций, естественного и искусственного отбора, генетико-автоматических процессов и миграций.

**Мутационный процесс.** В любой популяции непрерывно идет мутационный процесс, в результате которого в ее генофонд вносятся все новые и новые наследственные изменения. Мутации служат важнейшим источником наследственных изменений. Несмотря на то, что частота спонтанного мутирования одного отдельного гена очень мала, общее количество различных мутаций в связи с огромным числом генов в организме достаточно велико. По любой паре аллелей, например *A* и *a*, мутации могут происходить в двух направлениях — прямом и обратном:  $A \rightarrow a$  и  $a \rightarrow A$ . Если частота прямого мутирования равна частоте обратного, то эффективного изменения концентраций генов не происходит ( $pA = qa$ ). Если же  $pA$  больше  $qa$  или наоборот, то возникает мутационное давление. Направление мутационного давления зависит от количественного соотношения прямых и обратных мутаций.

Разные гены имеют различную мутабельность: одни мутируют с высокой частотой, другие отличаются пониженной мутабельностью. Поэтому мутационное давление оказывает наибольшее влияние на генетическую структуру популяций в отношении высоко мутабельных генов. Под влиянием мутационного давления в популяции повышается наследственная вариация каждого гена до тех пор, пока не будет достигнуто популяционное равновесие.

Мутационный процесс в популяции проявляется не в чистом виде, он связан с действием отбора. Любая возникающая мутация получает оценку при ее фенотипическом проявлении через отбор.

При этом влияние на организм доминантных мутаций контролируется отбором сразу же в гетерозиготном состоянии, в то время как рецессивные мутации оцениваются отбором, как правило, лишь при их выявлении в гомозиготном состоянии. Известны случаи, когда рецессивные мутации в гетерозиготном и гомозиготном состоянии оказывают на организм различное действие. Например, у человека рецессивный ген, вызывающий в гомозиготном состоянии серповидноклеточную анемию, в гетерозиготном состоянии повышает устойчивость к малярии. Поэтому в некоторых тропических районах земного шара, где малярия вызывает среди местного населения наибольшую смертность, отбор способствовал повышению в популяции концентрации этого гена, вредного во всех других условиях.

В популяциях в скрытом виде накапливаются вредные и летальные мутации. Это явление было установлено в 1934 г. у дрозофилы Н. П. Дубининым с сотрудниками и получило название *генетического груза*. При переходе в гомозиготное состояние такие рецессивные мутации выщепляются в виде уродливых или нежизнеспособных особей. В популяции человека, отягощенной генетическим грузом вредных мутаций, это проявляется в возникновении многих наследственных болезней.

Подавляющее большинство вновь возникающих мутаций оказывает на организм отрицательное влияние. Мутации возникают в совершенной генетической системе, саморегулирующейся, хорошо подогнанной отбором к определенным условиям. Вполне естественно, что они «портят» эту исторически сложившуюся в процессе длительной эволюции целостную систему, нарушая нормальный ход реакций обмена. Но организм способен к саморегулированию и самонастраиванию, в процессе которых отрицательное действие мутаций может заметно снижаться. Мутационное давление действует в направлении, обратном давлению отбора. В результате мутаций, как правило, снижаются общая жизнеспособность и коэффициент размножения, возрастает смертность. Даже малые мутации, накапливаясь, вызывают отрицательное воздействие, крупные же чаще всего приводят к уродствам. Мутагенез вызывает нарушение морфофизиологического развития организма, но в то же время он является важнейшим источником эволюционного процесса. Эволюция носит приспособительный характер, а мутагенез действует на онтогенез отрицательно. Такое противоречие развития жизни разрешается в процессе скрещивания и отбора.

Скрещивание — биологическая необходимость, всеобщий закон природы. Даже у бактерий и вирусов происходит рекомбинация генетического материала, имеющая то же биологическое значение, что и скрещивание. При скрещивании протекают генетические процессы, нейтрализующие вредное действие мутаций. В процессе скрещивания, проходящего под контролем естественного отбора, мутации приобретают приспособительное значение. Комбинации, не обеспечивающие приспособленности организма, устраняются отбором.



## ВЛИЯНИЕ ОТБОРА НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ

Наиболее сильное влияние на изменение структуры популяций оказывает отбор. Под влиянием его концентрация одних генов повышается, а других — снижается. Организмы, более приспособленные к данным условиям среды, дают более многочисленное потомство. При изменении условий среды преимущества в борьбе за жизнь получают наиболее приспособленные особи, и в соответствии с этим структура популяции перестраивается. Разные генотипы популяции имеют разную выживаемость и, следовательно, различную воспроизводимость в поколениях. Так, при воздействии радиации на одноклеточную зеленую водоросль хлореллу в течение нескольких десятков поколений благодаря отбору мутаций происходит направленная генетическая адаптация к высокому фону радиации.

Принципы действия естественного и искусственного отбора одинаковы. Разница между ними заключается в том, что при естественном отборе структуры популяций перестраиваются под влиянием изменений среды обитания данных видов, при искусственном же отборе они изменяются под направляющим воздействием человека. Применяя искусственный отбор, человек использует законы наследственности и изменчивости организмов и может поэтому значительно ускорять процесс отбора, а также увеличивать коэффициент размножения нужных ему форм. При искусственном отборе свободное, случайное скрещивание особей ограничивается или заменяется принудительным скрещиванием специально подобранных родительских пар. Естественный отбор использует спонтанные мутации, человек же может интенсифицировать селекционный процесс путем искусственного мутагенеза.

Важнейшей особенностью естественного и искусственного отбора является их направленность. Ненаправленного отбора в эволюции и селекции не существует. Направление действия отбора определяется условиями внешней среды, в которой протекает онтогенез. Отбор действует на организм как целое, а не на отдельные его признаки. Иногда действие отбора связывают с так называемым направленным воспитанием. Признание возможности воспитания организмов, адекватно-приспособительной наследственной изменчивости фактически устраняет отбор из объяснения процесса создания новых форм и сортов, заменяя его направленным изменением под прямым влиянием среды. Но отбор в своей созидательной деятельности не нуждается ни в каком направленном воспитании. Для него необходима гетерозиготность. Отбор как бы постоянно отыскивает в природе гетерозиготность, создаваемую мутационной и комбинационной изменчивостью. Пока сохраняется хотя бы малейшая гетерозиготность по какому-либо признаку, действие отбора продолжается. Он останавливается лишь перед гомозиготностью.

Прекращение действия отбора при прочих равных условиях зависит от числа генов, определяющих развитие какого-либо признака.

ка. Отбор на остистость и безостость в гибридной популяции пшеницы действует лишь однократно, отбор на содержание в семенах масла или белка может быть эффективным в течение нескольких десятилетий.

Отбор в своем действии на популяцию опирается на объективно случайную, разнонаправленную изменчивость, создающую в ней гетерогенность. Творческая роль отбора связана с воздействием внешней среды, которая посредством его влияет на генетическую структуру популяций таким образом, что в них возникают и сохраняются наиболее приспособленные фенотипы. Действие отбора на генотип происходит через фенотип. В одних и тех же условиях изменчивость организмов идет в различных направлениях, но отбор устраняет менее приспособленные формы и сохраняет формы, хотя бы в самой незначительной степени более приспособленные к данным условиям. Численность их в популяции будет непрерывно увеличиваться.

Скорость отбора количественно характеризуется *коэффициентом отбора S*. Эта величина показывает, какая часть особей определенного генотипа погибает, не оставив потомства. Коэффициент отбора характеризует степень преимущественного воспроизведения того или иного наследственного уклонения в следующем поколении. Если в популяции ген *a* из 1000 исходных особей передается 999 потомкам, а его доминантный аллель *A* полностью сохраняется у всех 1000 потомков, то коэффициент отбора будет равен 0,001 ( $S=1,000-0,999=0,001$ ). Действие отбора проявится в том, что частота аллелей *A* в каждом поколении станет увеличиваться, а частота аллелей *a* — уменьшаться. Следовательно, отрицательный отбор против аллеля *a* будет сдвигать исходное соотношение концентраций генов в популяции. Коэффициент отбора изменяется в пределах от +1 до -1. Значение +1 характеризует полный положительный отбор, при  $S=0$  отбор отсутствует, при  $S=-1$  отбор идет в противоположном данному аллелю направлении.

**Статистический анализ наследуемости количественных признаков в популяциях растений.** Развитие любого признака происходит под влиянием генотипа и условий внешней среды. Но одни признаки более, а другие менее жестко контролируются генами. Если какой-либо признак в своем проявлении в большей степени зависит от влияния внешних условий и его трудно отделить от генотипических воздействий, то интенсивность отбора по фенотипу будет незначительной, а сам результат отбора малозффективным. Полное развитие большинства количественных признаков, особенно таких, которые определяют продуктивность, рост, продолжительность вегетационного периода, в сильной степени зависит от благоприятного влияния внешних условий. Поэтому эффективность отбора по тому или иному признаку зависит от степени его наследуемости. Для установления относительного влияния генотипа и внешних условий на развитие какого-либо признака и прогнозирования возможности селекционного улучшения популяций определя-

ют соответствующие виды дисперсий (вариансы) и коэффициент наследуемости.

*Фенотипическая варианса* ( $\sigma^2_{ph}$ ) характеризует общую изменчивость признака в популяции. Она включает генотипическую вариансу ( $\sigma^2_g$ ), обусловленную различиями в генотипах организмов; паратипическую, или средовую, вариансу ( $\sigma^2_e$ ) и вариансу, вызванную их взаимодействием ( $\sigma^2_{ge}$ ):

$$\sigma^2_{ph} = \sigma^2_g + \sigma^2_e + \sigma^2_{ge}.$$

Фенотипическую вариансу определяют по известной из главы VI формуле  $\sigma^2_{ph} = \frac{\Sigma(x - \bar{x})^2}{n - 1}$ . Генотипическую и паратипическую

вариансу, а также коэффициент наследуемости рассчитывают по схеме дисперсионного анализа. *Генотипическая варианса* зависит от уровня генотипической изменчивости в популяции, *паратипическая* — от уровня изменчивости, обусловленной влиянием среды. Для определения селекционной ценности популяции и эффективности отбора в ней нужно знать относительную долю генотипической и паратипической изменчивости в общем фенотипическом разнообразии особей. Для этого пользуются понятием наследуемости (heritability). В растительной популяции наследуемость — доля генотипического разнообразия признака в общем его разнообразии.

Отношение генотипической вариансы к фенотипической выражает *коэффициент наследуемости* ( $H^2$ ) по данному количественному признаку в широком смысле слова. Коэффициент наследуемости определяют по формуле  $H^2 = \frac{\sigma_g}{\sigma_{ph}}$ . Очевидно, чем больше  $H^2$ ,

тем более эффективен отбор по генотипу. При возрастании значения  $H^2$  повышается вероятность выделения генотипически ценных особей путем отбора лучших фенотипов. Зная коэффициент наследуемости, можно прогнозировать возможность селекционного улучшения популяции ( $R$ ) путем отбора нужных фенотипов:

$$R = SH^2,$$

где  $S$  — селекционный дифференциал;  $H^2$  — коэффициент наследуемости.

*Селекционный дифференциал* — разность между средней величиной признака в отбираемой части популяции и средней величиной его во всей популяции ( $S = \bar{x}_{отб} - \bar{x}_{общ}$ ). Очевидно, селекционное улучшение популяции будет достигаться тем быстрее, чем больше величина  $S$ . Коэффициент наследуемости в широком смысле слова можно использовать для отбора в популяциях самоопыляющихся, вегетативно размножаемых растений и апомиктов. В подавляющем же большинстве случаев при половом размножении растений структура генотипов из-за мейоза и расщепления все время будет меняться, и любые, в том числе и самые выдающиеся, сочетания генов могут распадаться. Это привело к необходимости

расчленения генотипической вариации и выяснения селекционного значения составляющих ее компонентов.

*Генотипическая вариация* ( $\sigma^2_g$ ) расчленяется на три ее составляющих: аддитивную вариацию, вариацию доминирования и вариацию эпистаза. Поэтому  $\sigma^2_g = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_E$ .

*Аддитивная вариация* ( $\sigma^2_A$ ) — важный селекционный параметр популяции, она характеризует изменчивость генов аддитивного (суммирующего) действия. С помощью ее определяется влияние отдельных генов на признак независимо от их сочетаний с другими генами. Корреляция между развитием признака у родительских форм и их потомства точнее всего характеризуется аддитивной вариацией. Чем она больше, тем выше возможности отбора по данному количественному признаку.

*Вариация доминирования* ( $\sigma^2_D$ ) характеризует дополнительные отклонения от среднего значения количественного признака в популяции, возникающие в результате аллельного взаимодействия между доминантными и рецессивными генами соответствующих гомологичных локусов.

*Вариация эпистаза* ( $\sigma^2_E$ ) связана с неаллельным взаимодействием генов. Она возникает в результате того, что проявление действия гена в одном локусе зависит от того, как на него влияют гены, находящиеся в других локусах.

Для селекции важно знать долю аддитивной вариации в общей фенотипической вариации, или коэффициент наследуемости в узком смысле слова ( $h^2$ ). Этот показатель выражается формулой  $h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_{ph}}$ .

Сопоставление значений коэффициентов наследуемости в широком ( $H^2$ ) и узком ( $h^2$ ) смысле слова позволяет прогнозировать эффективность использования различных методов селекции в работе с данной популяцией. Если значения  $H^2$  и  $h^2$  анализируемого количественного признака близки, значит, преобладает аддитивная вариация, она мало отличается от общей генотипической вариации ( $\sigma^2_g$ ) и, следовательно, эффективным может быть тот или иной вид обычного отбора. Значительное превышение  $H^2$  над  $h^2$  указывает на преобладание в популяции не аддитивного, а доминантного или эпистатического взаимодействий генов. В этом случае популяция представляет большую ценность для гетерозисной селекции, и требуется определение ее общей и специфической комбинационной способности.

## **ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ (ДРЕЙФ ГЕНОВ)**

Естественный отбор — главная движущая сила эволюции. Но наряду с давлением естественного отбора существуют и другие факторы, влияющие на скорость генетического преобразования популяций. Работами Н. П. Дубинина и С. Райта в начале 30-х годов было показано, что неизменное сохранение в популяции неза-

висимо от ее размеров концентрации аллелей в ряде поколений в соответствии с законом Харди — Вайнберга невозможно даже и в том случае, если на нее не действуют отбор, мутации и миграции. Было установлено, что в популяциях происходят случайные колебания частоты генов, названные С. Райтом *дрейфом генов*, а Н. П. Дубининым — *генетико-автоматическими процессами*.

Генетико-автоматические процессы представляют собой исключение из закона Харди — Вайнберга. Этот закон основан на статистических закономерностях и, как всякий статистический закон, теряет свою силу при малых числах или небольших выборках. В любой численно ограниченной популяции протекают чисто вероятностные процессы изменения концентрации аллелей, связанные с ошибками ограниченной выборки гамет при образовании следующих поколений. Оказалось, что в небольших скрещивающихся популяциях гетерозиготные генотипы становятся гомозиготными скорее в результате случайности, чем под влиянием отбора. Это явление может привести к накоплению тех или иных неблагоприятных признаков и последующей элиминации из популяции их носителей независимо от отбора. Действие генетико-автоматических процессов можно реально представить при изоляции группы организмов на каком-нибудь небольшом острове или озере, или при уничтожении большинства особей на какой-либо территории в результате стихийного бедствия (лесной пожар, наводнение и т. д.), или в результате эпифитотии вредных микроорганизмов, массового распространения вредителей и т. д. Изолированные или оставшиеся в живых особи не будут полноценными представителями исходной популяции, генофонд их случаен и обеднен. Но дальнейшее размножение и эволюция популяции пойдет на его основе, при этом будет действовать механизм случайного основания.

Наблюдениями зоологов и ботаников установлено, что нередко близкородственные виды, обитающие в различных частях земного шара, отличаются друг от друга хорошо выраженными признаками, не имеющими явного адаптивного значения. Такие неадаптивные особенности благодаря действию генетико-автоматических процессов могут распространяться на большие популяции и включаться затем в видовые особенности организмов. Генетико-автоматические процессы — один из факторов органической эволюции. Они связаны с естественным отбором и по отношению к нему имеют подчиненное значение. Однако в некоторых специфических условиях роль генетико-автоматических процессов в эволюции может быть существенной. Следовательно, преобразование популяций происходит под влиянием естественного отбора и генетико-автоматических процессов.

**Влияние изоляции на структуру популяций.** Под *изоляция* в генетике популяций понимается любое нарушение случайного скрещивания (панмиксии). Изоляция — широко распространенное всеобщее явление природы. Популяций, которые не были бы в той или иной степени изолированы друг от друга, в природе не существует.

Изоляция, ограничивая панмиксию или величину популяции, представляет собой тем самым один из важных факторов эволюции. Для обособления какой-либо группы организмов внутри вида и образования новой расы необходимо, чтобы особи, входящие в эту группу, не могли скрещиваться с другими особями своего вида и обмениваться с ними вновь возникающими генами. Единственный способ осуществления этого — любая форма изоляции.

Изоляцию делят на три основные формы: географическую, биологическую и экологическую. *Географическая изоляция* результат разделения группы родственных организмов какой-либо физической преградой (море, река, гора, пустыня, ледник и т. д.).

*Биологическая изоляция* делится на генетическую и физиологическую. При *генетической изоляции* ограничивается или полностью исключается свободное комбинирование генов. К факторам генетической изоляции относятся: полиплоидия, хромосомные перестройки, несовместимость ядра и цитоплазмы, различные нарушения нормального течения мейоза, приводящие к образованию нежизнеспособных гамет, возникновение мутаций, вызывающих стерильность или летальный эффект, и т. д. *Физиологическая изоляция*, будучи генетически обусловленной, проявляется, например, в избирательности спаривания или опыления, специфического опыления насекомыми, в действии безусловных рефлексов, под влиянием которых птицы ежегодно возвращаются к прежним местам гнездовий, а рыбы уходят на нерест в определенные реки, в различиях в строении половых органов, отсутствии полового влечения между самцами и самками разных популяций и т. д.

*Экологическая изоляция* возникает в результате того, что разные группы организмов, обитающие в одной географической области, занимают различные местообитания. Она может быть обусловлена и тем, что у разных групп организмов одной популяции период размножения не совпадает во времени, т. е. приходится на различные сезоны года.

Различные формы изоляции, ограничивающие обмен генами между группами организмов или препятствующие такому обмену, действуют не только отдельно, но часто и в сочетании друг с другом.

**Миграции и их влияние на структуру популяций.** В любую популяцию путем скрещивания могут включиться, мигрировать генотипы из другой популяции. При этом быстро изменяется частота имеющихся в популяции аллелей или появляются новые гены, ранее в ней отсутствовавшие. Следовательно, популяция может подвергаться давлению миграции, в результате которого границы между популяциями сглаживаются, а генетическое разнообразие возрастает.

При однократной миграции в результате стабилизирующего скрещивания в исходной популяции установится генетическое равновесие. Если же миграция происходит систематически, то концентрации генов будут меняться с каждым новым стабилизирующим скрещиванием.

## ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГОМЕОСТАЗ И ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ

Существование популяций возможно благодаря приспособительным (адаптивным) генетическим механизмам. Популяция свободно скрещивающихся особей вследствие постоянно совершающегося обмена генами существует как единая генетическая система, обладающая свойством саморегуляции. Способность популяции восстанавливать в результате саморегуляции определенную частоту генов, временно нарушенную под влиянием эволюционных факторов, называется *генетическим*, или *популяционным*, *гомеостазом*. Благодаря гомеостазу популяция приспособительно поддерживает свой генетический состав. Это достигается посредством сохранения генетического равновесия частоты аллелей при свободном скрещивании в соответствии с законом Харди — Вайнберга, гетерозиготности и полиморфизма, определенной величины мутационного давления и его направленности.

Так как закон равновесия генных концентраций в свободно скрещивающихся популяциях и мутационный процесс нами уже рассмотрены, остановимся на процессах, обеспечивающих поддержание гетерозиготности и полиморфизма. Популяции содержат в себе громадные резервы скрытой изменчивости. Это положение было впервые высказано в 1927 г. С. С. Четвериковым на основе экспериментальных исследований генотипической гетерозиготности природных популяций дрозофилы. Исследуя методом инбридинга генотипы 239 самок этой популяции, он установил, что они несли в скрытом (гетерозиготном) состоянии 32 различные рецессивные мутации.

М. Родс, анализируя генотипы нескольких сортов кукурузы, обнаружил у них большую гетерозиготность по разнообразным, в большинстве отрицательным и даже летальным мутациям (альбинизм, желтый цвет проростков, дефективность эндосперма и беззародышевость семян). В гомозиготном состоянии они вызывают гибель растений. Мутации, приводящие к карликовости, образованию светло-зеленых и зеленоющих проростков, полуметальны. У растений львиного зева и ржи также обнаружено много рецессивных мутаций, вызываемых хромосомными перестройками. Следовательно, любая популяция является носителем многих рецессивных мутаций, какое-то число их имеется у каждой особи, и в гомозиготном состоянии они оказывают влияние на ее развитие.

Чем старше вид, тем больше накапливается у него мутаций. Генотипическая изменчивость увеличивается прямо пропорционально возрасту вида. Благодаря независимому распределению эти мутации вступают между собой в бесчисленные сочетания, создавая огромный резерв наследственной изменчивости.

Наличие в популяции большого резерва мутаций в гетерозиготном состоянии позволяет ей быстро реагировать на изменение внешних условий и приспособляться к ним благодаря перестройке своей генетической структуры. Из всего сказанного следует вывод о большом биологическом значении гетерозиготности, создаю-

шей приспособительную пластичность популяции. С. С. Четвериков писал, что гетерозиготность пропитывает вид во всех направлениях, комбинируясь и распространяясь по законам случайности (постольку, поскольку отдельные гены не сцеплены друг с другом), и постепенно «заражает» большинство индивидов вида.

Но высокая гетерозиготность популяции дает ей и другое важное преимущество. Она обуславливает гибридную мощность, проявление гетерозиса у гетерозиготных организмов, благодаря чему повышается их жизнестойкость и плодovitость. В процессе эволюции растений для закрепления гетерозиготности и гетерозиса возникло апомиктическое размножение. Преимущество его проявляется у видов, утрачивающих возможность свободного скрещивания и вынужденных перейти к близкородственным скрещиваниям или самоопылению, а также у отдельных слабофертильных, но вегетативно мощных гибридов. Появление гетерозисных апомиктов, имеющих преимущества по сравнению с исходными формами, ослабленными самоопылением, дает начало образованию новых апомиктических популяций, разновидностей и видов.

Наряду с гетерозиготностью важным механизмом генетического гомеостаза популяций является их полиморфное строение. *Полиморфизм* заключается в одновременном присутствии в ареале одной популяции двух или нескольких генетически и фенотипически различающихся форм. Один из наиболее хорошо изученных видов полиморфизма — гетеростилия у гречихи, примулы (*Primula vulgaris*) и некоторых других растений.

Наличие в популяции гетеростильных растений обеспечивает перекрестное оплодотворение и, следовательно, повышает ее жизнестойкость. Если гетерозиготные формы оказываются лучше приспособленными, чем гомозиготные, установление равновесной частоты генов создает возможности для сбалансирования полиморфизма. Естественный отбор обычно контролирует и поддерживает определенное оптимальное соотношение различных форм в популяции, так как всякое отклонение от него оказывается неблагоприятным для вида. Благодаря этому в популяции устанавливается сбалансированный полиморфизм.

## ЗАДАЧИ

### К ГЛАВЕ II

1. Какие типы гамет образуют растения, имеющие генотипы: а)  $AA$ ; б)  $Aa$ ; в)  $aa$ ?  
У фасоли черная окраска семян  $A$  доминирует над белой  $a$ .
2. Определить окраску семян в потомстве каждого из следующих скрещиваний: а)  $Aa \times Aa$ ; б)  $AA \times Aa$ ; в)  $aa \times AA$ ; г)  $Aa \times aa$ .
3. Растение, гомозиготное по черной окраске, скрещено с белосемянным растением. Определить фенотипы: а)  $F_1$ ; б)  $F_2$ ; в) потомства от возвратного скрещивания растения  $F_1$  с белосемянным растением родительской формы; г) потомства от возвратного скрещивания растения  $F_1$  с черноссемянным растением родительской формы.
4. При опылении растения, выросшего из черного семени, пылью белосемян-



ного растения получили половину черных и половину белых семян. Определить генотип материнского растения.

5. Скрещивание двух растений, полученных от черных семян, дало около  $\frac{3}{4}$  черных и около  $\frac{1}{4}$  белых семян. Определить генотипы обеих родительских форм.
  6. При скрещивании растения, имеющего черные семена, с белосемянным получены только черные семена. Какую окраску семян будет иметь потомство от скрещивания двух таких черносемянных растений  $F_1$  между собой?
  7. При самоопылении растения, выросшего из черного семени, получили  $\frac{3}{4}$  черных и  $\frac{1}{4}$  белых семян. Определить генотип исходного растения.
  8. При скрещивании двух черносемянных растений получены черные семена. Можно ли определить генотип родительских форм?
  9. При скрещивании растения, выросшего из черного семени, с белосемянным получены черные семена. Можно ли определить генотип материнского растения?
- У дрозофилы** серый цвет тела  $B$  доминирует над черным  $b$ .
10. При скрещивании двух серых мух все потомство имело серую окраску тела. Можно ли определить генотип родителей?
  11. При скрещивании серой мухи с черной все потомство имело серую окраску тела. Определить генотип серой мухи.
  12. **У овса** устойчивость к головне  $R$  доминирует над восприимчивостью. Растение сорта, поражаемого головней, скрещено с растением, гомозиготным по устойчивости к этому заболеванию. Определить: а) генотипы и фенотипы гибридов  $F_1$ ; б) генотипы и фенотипы гибридов  $F_2$ ; в) результаты возвратных скрещиваний гибридов первого поколения с каждой из родительских форм.
  13. Определить характер расщепления гибридов второго поколения у овса при скрещивании двух растений, одно из которых гомозиготно по устойчивости к головне, а другое восприимчиво к этому заболеванию.
  14. **У томатов** нормальная высота растений  $A$  доминирует над карликовостью  $a$ . Определить: а) генотипы скрещиваемых растений, если в их потомстве наблюдается расщепление по этим признакам в отношении 1 : 1; б) то же при расщеплении в отношении 3 : 1.
  15. **У ячменя** раннеспелость  $P$  доминирует над позднеспелостью  $p$ . При скрещивании двух сортов получены гибриды, у которых раннеспелых форм в 3 раза больше, чем позднеспелых. Определить генотип и фенотип родительских сортов.
- У львиного зева** и **ночной красавицы** красная окраска цветков  $R$  не полностью доминирует над белой окраской  $r$ . Взаимодействие генов  $R$  и  $r$  дает розовую окраску цветков.
16. Определить фенотипы и генотипы потомства от скрещивания двух растений львиного зева с розовыми цветками.
  17. Растение ночной красавицы с розовыми цветками опылено пыльцой красноцветкового растения. Определить генотипы и фенотипы гибридов от этого скрещивания.
  18. При скрещивании двух растений ночной красавицы половина гибридов имела розовые, а половина белые цветки. Определить генотип и фенотип родительских форм.
  19. При скрещивании двух растений львиного зева получены гибриды, из которых  $\frac{1}{4}$  имела красные,  $\frac{1}{2}$  розовые и  $\frac{1}{4}$  белые цветки. Определить генотип и фенотип родительских форм.
  20. Какие типы гамет образуют растения следующих генотипов: а)  $AABB$ ; б)  $AaBB$ ; в)  $aaBB$ ; г)  $AABb$ ; д)  $AABb$ ; е)  $AaBb$ ; ж)  $Aabb$ ; з)  $aabb$ .
- У гороха** желтая окраска семян  $A$  доминирует над зеленой  $a$ , а гладкая форма  $B$  над морщинистой  $b$ .
21. Определить окраску и форму семян следующих генотипов: а)  $aaBb$ ; б)  $AaBb$ ; в)  $AaBB$ ; г)  $aaBB$ ; д)  $AABb$ .
  22. Растение гороха, гетерозиготное по окраске и форме семян, скрещивалось с двойным рецессивом. Определить генотипы и фенотипы полученного потомства.
  23. При скрещивании двух растений гороха, выросших из желтых гладких се-

- мян, получены желтые гладкие семена. Можно ли определить генотип родителей?
24. Скрестили два растения гороха, имеющие генотипы  $Aabb$  (желтый морщинистый) и  $aaBb$  (зеленый гладкий). Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  25. Какое расщепление по фенотипу и генотипу ожидается при самоопылении растения, гетерозиготного по форме семян и гомозиготного по зеленой окраске их?
  26. Растения гороха, полученные из желтых морщинистых семян, опылены пылью растений, выросших из зеленых гладких семян. Половина гибридных семян были желтыми гладкими и половина зелеными гладкими. Определить генотипы родительских растений.
  27. Растения гороха, полученные из зеленых гладких семян, опылены пылью растений, полученных из желтых морщинистых семян. Гибридное потомство состояло из  $\frac{1}{4}$  желтых гладких семян,  $\frac{1}{4}$  желтых морщинистых,  $\frac{1}{4}$  зеленых гладких и  $\frac{1}{4}$  зеленых морщинистых. Определить генотипы родительских форм.
  28. Какое расщепление по фенотипу и генотипу ожидается в потомстве растения гороха, гетерозиготного по окраске и форме семян?  
У пшеницы безостость  $A$  доминирует над остистостью  $a$ , а красная окраска колоса  $B$  над белой окраской  $b$ .
  29. Растения безостого красноколосого сорта при скрещивании с растениями остистого белоколосого сорта дают  $\frac{1}{4}$  безостых красноколосых,  $\frac{1}{4}$  безостых белоколосых,  $\frac{1}{4}$  остистых красноколосых и  $\frac{1}{4}$  остистых белоколосых растений. Определить генотипы родительских форм.
  30. Безостое белоколосое растение, скрещенное с остистым красноколосым, дало 32 безостых красноколосых и 33 безостых белоколосых растения. Определить генотипы родительских форм.  
У томатов красная окраска плодов  $R$  доминирует над желтой  $r$ , а высокорослость  $H$  над карликовостью  $h$ .
  31. Дигетерозиготное красноплодное высокорослое растение скрещено с желтоплодным карликовым растением. Определить генотип и фенотип гибридов первого поколения.  
У дрозофилы серая окраска тела и нормальные крылья определяются доминантными генами  $B$  и  $V$ , а черная окраска тела и зачаточные крылья зависят от рецессивных генов  $b$  и  $v$ .
  32. При скрещивании двух черных мух с нормальными крыльями все потомство имело черное тело, но  $\frac{3}{4}$  его было с длинными, а  $\frac{1}{4}$  с зачаточными крыльями. Определить генотип родительских особей.
  33. При скрещивании двух черных мух, у одной из которых были нормальные, а у другой зачаточные крылья, все потомство имело черное тело, но у половины его крылья были нормальные, а у половины зачаточные. Определить генотип родительских особей.
  34. При скрещивании двух серых мух с нормальными крыльями получено потомство, все особи которого были серыми и имели нормальные крылья. Можно ли определить генотип родительских особей?
  35. При скрещивании двух мух с зачаточными крыльями, из которых одна была серой, а другая черной, в потомстве получены серые мухи с зачаточными крыльями. Определить генотип родительских особей.  
У львиного зева красная окраска цветка  $R$  не полностью доминирует над белой  $r$ . Сочетание генов  $Rr$  обуславливает розовую окраску цветка. Нормальная форма цветка  $N$  доминирует над пилорической  $n$ .
  36. Определить окраску и форму цветка у растений, имеющих следующие генотипы: а)  $RRNn$ ; б)  $RrNn$ ; в)  $RrNN$ ; г)  $Rrnn$ ; д)  $rrNN$ ; е)  $rrNn$ ; ж)  $RRnn$ ; з)  $rrnn$ ; и)  $RRNN$ .
  37. Растения, дигетерозиготные по окраске и форме цветка, скрещены между собой. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  38. Растения, имеющие розовые и пилорические цветки, скрещены между собой. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  39. Растение с розовыми и пилорическими цветками опылено пылью расте-

- ния, у которого белые и пилорические цветки. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
40. Белоцветковые растения, гетерозиготные по форме цветка, опылены между собой. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  41. Какие типы гамет образуют растения, имеющие генотипы: а)  $AaBbCc$ ; б)  $aaBbCc$ ; в)  $AaBbCc$ .  
У гороха гладкая форма семян  $A$  доминирует над морщинистой  $a$ , желтая окраска семян  $B$  над зеленой  $b$  и красная окраска цветков  $C$  над белой  $c$ .
  42. Скрестили гомозиготные растения, отличающиеся по четырем парам признаков. Определить: а) число и соотношение классов гибридных особей в  $F_2$  по фенотипу; б) число классов гибридных особей в  $F_2$  по генотипу.
  43. Гетерозигота  $AaBbCcDd$  скрещена с гомозиготным рецессивом. Определить: а) число классов в полученном потомстве по генотипу; б) какая часть потомства имеет все четыре доминантных гена; в) какая часть потомства имеет все четыре рецессивных гена.
  44. Произведено гексагибридное скрещивание. Определить число классов по генотипу и фенотипу в  $F_2$ .
  45. Определить расщепление по фенотипу при самоопылении растения морщинистого гороха, гетерозиготного по окраске семян и цветка.
  46. Растение гороха, гетерозиготное по окраске и форме семян, а также по окраске цветков, скрещено с рецессивной гомозиготой. Определить расщепление в  $F_1$  по фенотипу.  
У душистого горошка пурпурная окраска цветков обусловлена взаимодействием двух комплементарных доминантных генов  $A$  и  $B$ . При отсутствии в генотипе любого из них красный пигмент не образуется и растение имеет белые цветки.
  47. Определить окраску цветков у растений, имеющих следующие генотипы: а)  $Aabb$ ; б)  $aaBB$ ; в)  $AABb$ ; г)  $AaBb$ ; е)  $AABB$ .
  48. Определить фенотипы гибридных растений  $F_1$ , полученных в результате следующих скрещиваний: а)  $AABb \times aaBb$ ; б)  $AaBb \times AaBb$ .
  49. Гомозиготное по обоим доминантным генам растение скрещено с рецессивным по обоим парам аллелей белоцветковым растением. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  50. Дигетерозиготное растение с пурпурными цветками скрещено с рецессивным по обоим парам аллелей белоцветковым растением. Определить генотип и фенотип полученного потомства.
  51. Определить фенотип потомства, получающегося в результате самоопыления растения с пурпурной окраской цветков: а) гетерозиготного по обоим доминантным генам; б) гетерозиготного по одному доминантному гену.  
У овса черная окраска семян определяется доминантным геном  $A$ , а серая окраска — доминантным геном  $B$ . Ген  $A$  эпистатичен по отношению к гену  $B$ , который в его присутствии не проявляется. При отсутствии в зиготе обоих доминантных генов проявляется белая окраска семян.
  52. Определить окраску семян у растений, имеющих следующие генотипы: а)  $aaBb$ ; б)  $aabb$ ; в)  $Aabb$ ; г)  $AABb$ ; д)  $AABB$ ; е)  $aaBB$ ; ж)  $AaBB$ .
  53. При скрещивании двух растений, выросших из серых зерен, получили серые и белые зерна в отношении 3:1. Определить генотипы родительских форм.
  54. При скрещивании растения, выросшего из черного зерна, с белозерным получили половину черных и половину белых зерен. Определить генотипы родительских форм.
  55. При скрещивании двух растений, выросших из черных зерен, получены черные и серые зерна в отношении 3:1. Определить генотипы родительских форм.
  56. При скрещивании двух растений, имеющих серое зерно, все потомство имело такую же окраску. Определить генотипы родительских форм.
  57. При самоопылении растения, выросшего из черного зерна, получены черные, серые и белые зерна в отношении 12:3:1. Определить генотип исходного растения.  
У некоторых сортов пшеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов. Два доминантных гена в гомози-

- готном состоянии ( $A_1A_1A_2A_2$ ) дают темно-красное зерно, один доминантный ген ( $A_1$  или  $A_2$ ) обуславливает бледно-красную, два — светло-красную, а три — красную окраску зерна.
58. Какие типы гамет образуют растения, имеющие генотипы: а)  $A_1A_1A_2A_2$ ; б)  $A_1a_1A_2A_2$ ; в)  $a_1a_1A_2A_2$ .
  59. Определить генотипы и фенотипы гибридных семян, полученных в результате скрещивания растения, выросшего из темно-красного зерна, с растением, выросшим из: а) красного зерна; б) бледно-красного зерна.
  60. При скрещивании растения, выросшего из зерна, содержащего красящий пигмент, с белозерным растением получено потомство, состоящее: а) только из светло-красного зерна; б) наполовину из светло-красного и наполовину из бледно-красного зерна. Определить генотипы потомства и исходных родительских форм.
- У пшеницы ярость контролируется двумя доминантными полимерными генами  $A_1$  и  $A_2$ , а озимость — их рецессивными аллелями  $a_1$  и  $a_2$ . В наибольшей степени ярость проявляется в генотипах  $A_1A_1A_2A_2$ , а озимость — при сочетании генов  $a_1a_1a_2a_2$ .
61. Определить генотипы и фенотипы гибридных растений в следующих скрещиваниях: а)  $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$ ; б)  $A_1A_1a_2a_2 \times a_1a_1a_2a_2$ .
  62. При самоопылении растения пшеницы получено расщепление в потомстве в отношении 3 яровых : 1 озимое. Определить возможные генотипы исходной родительской формы.
  63. Сколько доминантных генов ярости имеет растение, если при самоопылении на 3 яровые формы получается 1 озимая?
  64. При скрещивании двух растений фасоли, выросших из черных семян, получено 585 черных и 183 белых семени. Определить генотипы исходных форм и критерий соответствия фактически наблюдаемого расщепления теоретически ожидаемому.
  65. При скрещивании растения фасоли, выросшего из черного семени, с белозерным растением завязалось 176 черных и 198 белых семян. Определить генотипы исходных форм и  $\chi^2$ . Как называется данный тип скрещивания?
  66. У пшеницы некроз обусловлен взаимодействием двух комплементарных доминантных генов  $Ne_1$  и  $Ne_2$ . В потомстве гибридов Скала  $\times$  Балаганка получилось 175 некротических и 128 нормальных растений. Определить при помощи  $\chi^2$ , насколько это расщепление соответствует теоретически ожидаемому.
  67. При скрещивании двух растений в  $F_1$  произошло расщепление по фенотипу в отношении: а) 179; б) 134; в) 23. Какому скрещиванию соответствует данное расщепление? Определите  $\chi^2$ . Приведите пример аналогичного наследования.
  68. При самоопылении растений овса, выросших из черных зерен, получили 277 черных, 81 серое и 26 белых зерен. Какому типу взаимодействия генов соответствует наблюдаемое соотношение? Определите  $\chi^2$ , укажите генотип исходной формы.

### К ГЛАВЕ III

- У дрозофилы гомогаметным является женский пол, а гетерогаметным — мужской. У-хромосома у нее генетически инертна.
69. Доминантный ген красной окраски глаз  $W$  и рецессивный ген белой окраски  $w$  (white) находятся в X-хромосоме. Определить, какие типы гамет образуются у: а) гетерозиготной красноглазой самки; б) красноглазого самца; в) белоглазого самца; г) гомозиготной красноглазой самки. Может ли быть самец гомо- или гетерозиготным по признаку окраски глаз?
  70. Гетерозиготная красноглазая самка скрещена с красноглазым самцом. Какой цвет глаз будет у самцов и самок в первом поколении?
  71. Гомозиготная красноглазая самка скрещена с белоглазым самцом. Какой цвет глаз будут иметь самцы и самки первого и второго поколений?
  72. Белоглазая самка скрещена с красноглазым самцом. Какой цвет глаз будет у самцов и самок в первом и втором поколениях?

У кукурузы окрашенный эндосперм и гладкий алейроновый слой контролируются доминантными генами  $C$  и  $S$ , а неокрашенный эндосперм и морщинистый алейроновый слой — их рецессивными аллелями  $c$  и  $s$ . Эти гены находятся в одной паре гомологичных хромосом, т. е. они сцеплены. Поэтому в результате сочетания указанных генов образуется неодинаковое количество гамет: некроссоверных гамет бывает значительно больше, чем кроссоверных. Установлено, что расстояние между генами  $C$  и  $S$  составляет 3,6 единицы кроссинговера.

73. Какие типы гамет и в каком процентном отношении образуются у растений, имеющих генотипы:

$$\text{а) } \frac{CS}{cs} ; \quad \text{б) } \frac{Cs}{cS} ?$$

74. Какие типы некроссоверных и кроссоверных гамет образуются у растений, имеющих гены  $A$  и  $b$  в одной, а гены  $a$  и  $B$  — в другой хромосоме одной гомологичной пары?

75. Какие различия в численном соотношении образуемых гамет будут наблюдаться у двух организмов, имеющих следующую структуру генотипов:

$$\text{а) } \frac{A}{a} \frac{B}{b} ; \quad \text{б) } \frac{AB}{ab} ?$$

76. Расстояния между генами  $A$  и  $B$ , расположенными в одной группе сцепления, равно 4,6 единицы кроссинговера. Определить, какие типы гамет и в

каком процентном отношении образуют особи генотипа  $\frac{AB}{ab}$ .

77. Определить расстояние между генами  $A$  и  $B$ , если при скрещивании дигетерозиготной по этим генам особи с гомозиготным рецессивом получено 6,4% рекомбинантов.

У большинства цветковых растений перекрестное опыление контролируется генетическим механизмом несовместимости по серии аллельных генов  $S_1, S_2, S_3, S_4$  и т. д. При гаметофитной несовместимости, когда нет межаллельного взаимодействия, пыльца не прорастает, если пыльцевые зерна и ткани пестика несут одинаковые аллели несовместимости.

78. Произойдет ли оплодотворение при прорастании пыльцевых трубок, несущих аллели  $S_3S_4$ , в ткани пестика с теми же аллелями?
79. Укажите возможные генотипы потомства от скрещивания

$$\text{♀ } S_1S_3 \times \text{♂ } S_1S_2.$$

#### К ГЛАВЕ IV

У кукурузы фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы (ЦИТ<sup>N</sup>), а наследственная стерильность пыльцы обусловлена наличием стерильной цитоплазмы (ЦИТ<sup>S</sup>). Доминантный ген  $Rf$  восстанавливает фертильность, и стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена ( $rfrf$ ).

80. Определить соотношение фертильных и стерильных растений в следующих скрещиваниях:

$$\text{а) } \text{ЦИТ}^{S}rfrf \times \text{ЦИТ}^{S}RfRf ; \quad \text{б) } \text{ЦИТ}^{S}rfrf \times \text{ЦИТ}^{N}RfRf ;$$

$$\text{в) } \text{ЦИТ}^{S}RfRf \times \text{ЦИТ}^{N}rfrf ; \quad \text{г) } \text{ЦИТ}^{S}rfrf \times \text{ЦИТ}^{N}rfrf .$$

81. При скрещивании растения со стерильной пылью с растением, у которого пыльца нормальная, получено потомство, в котором  $1/2$  фертильных и  $1/2$  стерильных растений. Определить генетическую систему растения отцовской формы.

82. При скрещивании растения со стерильной пылью с растением, имеющим стерильную цитоплазму, получено потомство, целиком состоящее из фер-

- тивных растений. Определить генетическую систему растения отцовской формы.
83. Какие генетические системы отцовской линии будут полностью восстанавливать фертильность стерильной по пыльце линии (ЦИТ<sup>S</sup> r/rf)?
84. Какая генетическая система фертильной отцовской линии будет закреплять стерильность линии ЦИТ<sup>S</sup> r/rf?

#### К ГЛАВЕ V

85. В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности: ТАГАГТЦЦЦГАЦАЦГ. Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы?
86. Пользуясь кодом наследственности, определить, какие аминокислоты кодируются следующими триплетами: а) ГГТ; б) ААГ; в) ЦТТ; г) ТЦГ; д) АГТ; е) ААА.
87. Участок гена состоит из следующих нуклеотидов: ТТТ ТАЦ АЦА ТГГ ЦАГ. Расшифровать последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой указанным геном.
88. Белковая цепочка состоит из следующих аминокислот: валин — лейцин — гистидин — серин — изолейцин. Какова последовательность нуклеотидов в составе гена, кодирующего данный белок?
89. В состав белка входит 400 аминокислот. Определить, какую длину имеет контролирующий его ген, если расстояние между двумя нуклеотидами в молекуле ДНК составляет 0,00034 мкм?
90. В какой последовательности расположатся нуклеотиды ДНК, комплементарные следующему составу: ГАЦЦГГААТЦГТГАТЦАГ?
91. Определить молекулярную массу гена, контролирующего образование белка, состоящего из 400 аминокислот. Известно, что средняя молекулярная масса нуклеотида 300.
92. Определить последовательность аминокислот в начале цепочки белковой молекулы, если они закодированы в ДНК следующим образом: АТГ ГТГ ГАГ ГГ ТТЦ.
93. Определить, какие нуклеотиды и-РНК кодируют аминокислоты белковой молекулы в такой последовательности:
- валин — глицин — лейцин — гистидин;
  - треонин — триптофан — серин — аланин;
  - лизин — метионин — валин — пролин;
  - аланин — лейцин — лизин — треонин.

#### К ГЛАВЕ XI

- Частота генов в популяции выражается формулой  $p+q=1$ . Если, например, концентрация доминантного аллеля  $A=p=0,8$ , то концентрация рецессивного аллеля  $a=q=0,2$ . В свободно скрещивающихся (панмиктических) популяциях устанавливается равновесие генных частот, подчиняющееся закону Харди — Вайнберга:  $p^2AA+2pqAa+q^2aa$ .
94. У сорта кукурузы альбиносные растения ( $rr$ ) встречаются с частотой 0,0025. Вычислить частоту аллелей  $R$  и  $r$  и частоту генотипов  $RR$  и  $Rr$  у этого сорта.
95. В выборке растений, состоящей из 128 гетерозигот  $Kk$ , определить частоту ( $p$ ) доминантного аллеля  $K$  и частоту ( $q$ ) его рецессивного аллеля в долях единицы и в процентах общего числа аллелей ( $K+k$ ).
96. Популяция состоит из 80% особей с генотипом  $AA$  и 20% — с генотипом  $aa$ . Определить в долях единицы частоты генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  после установления равновесия в популяции.
97. В выборке, состоящей из 84 000 растений ржи, 210 растений оказались альбиносами, так как у них рецессивные гены находятся в гомозиготном состоянии. Определить частоты аллелей  $R$  и  $r$  и частоту гетерозиготных растений, несущих признак альбинизма.
98. Популяция состоит из 60% особей с генотипом  $MM$  и 40% — с генотипом  $mt$ . Определить в долях единицы частоты генотипов  $MM$ ,  $Mt$  и  $mt$  после

установления в популяции равновесия в соответствии с законом Харди — Вайнберга.

99. Вычислить частоты генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  (в %), если гомозиготные особи  $aa$  составляют в популяции 1%.
100. Как изменится равновесное распределение генотипов в популяции: ( $AA = p^2 = 0,49$ ) + ( $Aa = 2pq = 0,42$ ) + ( $aa = q^2 = 0,09$ ) при установлении новой концентрации аллелей:  $A = p = 0,6$ ,  $a = q = 0,4$ .

#### РЕШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ЗАДАЧ

4. Материнское растение имеет генотип  $Aa$ . При скрещивании  $Aa \times aa$  получится  $1/2$  черных и  $1/2$  белых семян. Черносемянное гомозиготное растение  $AA$  при скрещивании с белосемянным дало бы только черные семена.
5. Соотношение по окраске семян  $3/4$  черных :  $1/4$  белых могло быть получено только в скрещивании  $Aa \times Aa$ . Следовательно, оба растения имеют одинаковый генотип —  $Aa$ .
6. Такой результат возможен только в скрещивании  $AA \times aa \rightarrow Aa$ . При скрещивании двух гетерозиготных гибридных растений  $Aa$  между собой получатся черные и белые семена в отношении 3 : 1.
7. Исходное самоопыленное растение имеет генотип  $Aa$ . У него образуется два типа яйцеклеток —  $A$  и  $a$  и два типа спермиев —  $A$  и  $a$ . Их сочетание даст расщепление в потомстве в отношении 3 черных : 1 белых.
10. Генотип определить нельзя. Безразлично, будут ли обе мухи гомозиготными ( $BB \times BB$ ) или одна из них будет гетерозиготной ( $Bb \times BB$ ): в обоих случаях получатся серые мухи.
11. Результаты скрещивания показывают, что серая муха имела генотип  $BB$ . Если бы у нее был генотип  $Bb$ , то половина мух имела бы серую, а половина — черную окраску тела.
12. а)  $rr \times RR \rightarrow Rr$ ;  
 восприм- устойчив устойчив-  
 чивые чивые чивые
- б)  $Rr \times Rr \rightarrow 1RR : 2Rr : 1rr$ ;  
 устойчивые восприм-  
 чивые чивые
- в)  $Rr \times rr \rightarrow 1Rr : 1rr$ ;  
 устойчив- восприм-  
 чивые чивые
- $Rr \times RR \rightarrow 1RR : 1Rr$ .  
 устойчивые
13. Задача решается в два этапа:  
 1) определяем генотип гибридов  $F_1$ :  
 $RR \times rr \rightarrow Rr$
- 2) определяем расщепление гибридов  $F_2$ :  
 $Rr \times Rr \rightarrow 1RR : 2Rr : 1rr$ .  
 устойчивые восприм-  
 чивые чивые
14. а)  $Aa \times aa \rightarrow 1Aa : 1aa$ ;  
 высоко- карли-  
 корос- ковые  
 лые
- б)  $Aa \times Aa \rightarrow 1AA : 2Aa : 1aa$ .  
 высокорослые карли-  
 ковые
15.  $Pp \times Pp \rightarrow 1PP : 2Pp : 1pp$ .  
 раннеспелые поздне-  
 спелые

16.  $Rr \times Rr \longrightarrow 1RR' : 2Rr : 1rr.$   
красно-розо-белые  
цветко-цвет-  
выековые

17.  $Rr \times RR \longrightarrow 1RR : 1Rr.$   
красно-розо-  
цветко-цвет-  
выековые

18.  $Rr \times rr \longrightarrow 1Rr : 1rr.$   
розо-бело-розо-бело-  
цвет-цвет-цвет-цвет-  
ковыевыековыевые

19.  $Rr \times Rr \longrightarrow 1RR : 2Rr : 1rr.$   
розо-розо-крас-розо-бело-  
цвет-цвет-но-цвет-цвет-  
ковыековыецвет-ковыевые

20. а) один тип гамет:  $AB$ ; б) два типа гамет:  $AB$  и  $aB$ ; в) один тип гамет:  $aB$ ; г) два типа гамет:  $AB$  и  $Ab$ ; д) один тип гамет:  $Ab$ ; е) четыре типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ ; ж) два типа гамет:  $Ab$  и  $ab$ ; з) один тип гамет:  $ab$ .

21. а) зеленые гладкие; б) желтые гладкие; в) желтые гладкие; г) зеленые гладкие; д) желтые гладкие; е) желтые морщинистые.

22.  $AaBb \times aabb \longrightarrow 1AaBb : 1Aabb : 1aaBb : 1aabb.$   
желтыежелтыезеленыезеленые  
гладкиеморщи-гладкиеморщини-  
нистыестые

23. Генотип определить нельзя. В скрещиваниях  $AABB \times AaBB$  или  $AABb \times AABB$  результаты будут одинаковыми: все семена окажутся желтыми гладкими.

24.  $Aabb \times aaBb \longrightarrow 1AaBb : 1Aabb : 1aaBb : 1aabb.$   
желтыежелтыезеленыезеленые  
гладкиеморщи-гладкиеморщини-  
нистыестые

25. Растение  $aaBb$  образует два типа яйцеклеток:  $aB$  и  $ab$  и такие же спермии. Возможные их сочетания дадут расщепление в отношении:  $1aaBB : 2aaBb : 1aabb$ .

26. Обнаруженное в потомстве отношение по окраске и форме семян может быть получено в скрещивании:

$Aabb \times aaBB \longrightarrow AaBb : aaBb.$   
желтыезеленые  
гладкиегладкие

27. Полученное в потомстве соотношение по окраске и форме семян может быть при скрещивании:

$aaBb \times Aabb \longrightarrow 1AaBb : 1Aabb : 1aaBb : 1aabb.$   
желтыежелтыезеленыезеленые  
гладкиеморщи-гладкиеморщини-  
нистыестые

28. Такое растение даст четыре типа яйцеклеток:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  и такие же спермии. Пользуясь решеткой Пеннета, легко установить, что произойдет расщепление в отношении: 9 желтых гладких : 3 желтых морщинистых : 3 зеленых гладких : 1 зеленых морщинистых.

29. Характер расщепления указывает на то, что материнское растение гетерозиготно по обоим признакам. В самом деле:

$AaBb \times aabb \longrightarrow 1AaBb : 1Aabb : 1aaBb : 1aabb.$   
безостыебезостыеостистыеостистые  
красно-бело-красно-бело-  
лосыелосыелосыелосые



30. Характер расщепления показывает, что в этом скрещивании материнское растение было гомозиготным по гену остистости, а отцовское — гетерозиготным по гену окраски колоса:

$$AAbb \times aaBb \longrightarrow 1AaBb : 1Aabb.$$

безостые      безостые  
 красноко-    белоколосые  
 лосые

Получается расщепление в отношении 1:1, что соответствует условиям задачи.

31.  $RrHh \times rrhh \longrightarrow 1RrHh : 1Rrhh : 1rrHh : 1rrhh.$

красноплод-      красно-      желто-      желто-  
 ные высоко-      плодные      плодные      плодные  
 рослые      карлико-      высоко-      карлико-  
                  вые                    рослые      вые

32. Расщепление по длине крыльев в отношении 3:1 указывает на гетерозиготность обеих особей:

$$bbVv \times bbVv \longrightarrow 1bbVV : 2bbVv : 1bbvv.$$

черная с      черная с  
 нормальными    зачаточными  
 крыльями      крыльями

33. Характер расщепления по длине крыльев в отношении 1:1 показывает, что одна из мух гетерозиготна:

$$bbVv \times bbvv \longrightarrow bbVv : 1bbvv.$$

черная с      черная с  
 нормальными    зачаточными  
 крыльями      крыльями

34. Генотип родителей определить нельзя. В скрещиваниях  $BBVv \times BBVV$ ,  $BbVv \times BBVV$  или  $BbVV \times BBVv$  результаты будут одинаковыми: все мухи — серые с нормальными крыльями.

35. Поскольку все потомство состояло из серых мух, один из родителей был гомозиготным по гену  $B$ , другой — по гену  $b$ :

$$BBVV \times bbvv \longrightarrow Bbv.$$

серые с зачаточными  
 крыльями

36. а) красный нормальный; б) розовый нормальный; в) розовый нормальный; г) розовый пилорический; д) белый нормальный; е) белый нормальный; ж) красный пилорический; з) белый пилорический; и) красный нормальный.
37. Чтобы определить генотип и фенотип потомства, получающегося при опылении растений  $RrNn$ , нужно составить решетку Пеннета, обозначив на ней четыре типа яйцеклеток и столько же типов спермиев:  $RN$ ,  $Rn$ ,  $rN$ ,  $rn$ . Сочетание этих гамет даст шесть фенотипов в отношении: 3 красных нормальных : 6 розовых нормальных : 2 розовых пилорических : 1 красный пилорический : 3 белых нормальных : 1 белый пилорический. Соотношение классов по генотипу выразится цифрами: 4 : 2 : 2 : 2 : 2 : 1 : 1 : 1 : 1.

38.  $Rrnn \times Rrnn \longrightarrow 1RRnn : 2Rrnn : 1rrnn.$

красные      розовые      белые  
 пилориче-    пилориче-    пилори-  
 ские          ские          ческие

39.  $Rrnn \times rrnn \longrightarrow 1Rrnn : 1rrnn.$

розовые пи-      белые  
 лорические      пилорические

$$40. \quad rrNn \times rrNn \longrightarrow 1rrNN : 2rrNn : 1rrnn.$$

белые нормальные
белые пилори-  
ческие

41. а) четыре типа гамет:  $ABC, ABc, aBC, aBc$ ; б) четыре типа гамет:  $aBC, aBc, abC, abc$ ; в) восемь типов гамет:  $ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc$ ; г) восемь типов гамет:  $ABCD, ABcD, AbCD, AbcD, aBCD, aBcD, abCD, abcd$ ; д) четыре типа гамет:  $ABCD, ABcD, AbCD, AbCd$ ; е) шестнадцать типов гамет:  $ABCD, ABcD, ABcD, ABcd, AbCD, AbCd, Abcd, Abcd, aBCD, aBCd, aBcD, aBcd, abCD, abCd, abcd, abcd$ ; ж) четыре типа гамет:  $ABCD, ABCd, ABcD, ABcd$ .
42. а) число классов по фенотипу находим по формуле  $2^n = 2^4 = 16$ ; соотношение классов по фенотипу выражается числами  $(3+1)^4 = 81 : 27 : 27 : 27 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1$ . б) число классов гибридных особей в  $F_2$  по генотипу определяем по формуле  $3^n = 3^4 = 81$ .
43. а) число классов по генотипу равно числу типов гамет у тетрагетерозиготы, т.е. 16; б) в скрещивании  $AaBbCcDd \times aabbccdd$  образуется 16 различных зигот; из них только  $1/16$  часть будет иметь все четыре доминантных гена  $AaBbCcDd$ ; в)  $1/16$  часть потомства будет иметь все четыре рецессивных гена  $aabbccdd$ .
44. Число классов по фенотипу:  $2^n = 2^6 = 64$ .  
Число классов по генотипу:  $3^n = 3^6 = 729$ .
45. Генотип растения  $aaBbCc$ . При самоопылении образуется четыре типа яйцеклеток и четыре типа спермиев:  $aBC, aBc, abC, abc$ . Полученные в потомстве фенотипические классы находят по решетке Пеннета. Расщепление произойдет в отношении 9 морщинистых желтых красноцветковых : 3 морщинистых желтых белоцветковых : 3 морщинистых зеленых красноцветковых : 1 морщинистых зеленых белоцветковых.
63. Один доминантный ген  $A_1$  или  $A_2$  в любой из двух пар гомологичных хромосом.

65. Очевидно, растение, полученное из черного семени, было гетерозиготно по гену  $A$ . В противном случае все потомство от скрещивания его с белосемянным растением было бы представлено черными семенами. Такой тип скрещиваний называется анализирующим:

$$Aa \times aa \longrightarrow 1Aa : 1aa,$$

черные
белые

- соотношение фенотипов  $1 : 1, \chi^2 = 1,30$  при  $0,50 > P > 0,25$ .
66.  $\chi^2 = 0,34$  при  $0,75 > P > 0,50$ . В данном случае наблюдается достаточно высокое соответствие опытных и теоретически ожидаемых (9 : 7) данных.
67. Сопоставление частот фенотипических классов в  $F_1$  показывает, что класс в) 23, представленный, по всей вероятности, рецессивными гомозиготами, следует принять за 1. Тогда наблюдаемое в  $F_1$  расщепление можно выразить в виде отношения: 7,8 а) : 5,8 б), 1 в), которое находится в довольно высоком соответствии с теоретически ожидаемым расщеплением (9 : 6 : 1) по двум комплементарным генам:

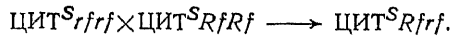
$$AaBb \times AaBb \longrightarrow 9A-B- : 6 \begin{cases} 3A-bb \\ 3aaB- \end{cases} : 1aabb.$$

$\chi^2 = 1,23$  при  $0,75 > P > 0,50$ .

Расщепление в отношении 9 : 6 : 1 характерно, например, для тыквы, у которой дисковидная форма плода определяется комплементарными доминантными генами (9A-B), при отсутствии одного из которых плоды имеют сферическую форму (3A-bb и 3aaB-), а при отсутствии двух — удлинненную (1aabb).

68. В данном случае наблюдается доминантный эпистаз (A > B). Фактически наблюдаемое расщепление соответствует формуле 12 : 3 : 1.  $\chi^2 = 1,69$  при  $0,50 > P > 0,25$ .

78. Прорастания пыльцы не произойдет.  
 79. Образуются семена с генотипами:  $S_1S_2$  и  $S_2S_3$ .  
 82. Отцовское растение должно быть гомозиготным по доминантным генам:



83.  $\text{ЦИТ}^N RfRf$  или  $\text{ЦИТ}^S RfRf$ .  
 84. Такой генетической системой будет  $\text{ЦИТ}^N rfrf$ .  
 85. АТЦТЦАГГЦТГТГЦ.  
 86. В  $u$ -РНК образуются триплеты нуклеотидов по принципу комплементарности: против Г становится Ц, против А — У, против Т — А, против Ц — Г. Определив таким образом состав триплетов  $u$ -РНК, пользуясь генетическим кодом, находим соответствующие им аминокислоты: а) пролин; б) фенилаланин; в) глутаминовая кислота; г) серин; д) серин; е) фенилаланин.  
 89. Каждая аминокислота кодируется тремя нуклеотидами. Следовательно, белок, состоящий из 400 аминокислот, кодируется  $400 \times 3 = 1200$  нуклеотидами, а длина гена равна  $1200 \cdot 0,00034 \text{ мкм} = 0,408 \text{ мкм}$ .  
 91. В состав гена, контролирующего белок, состоящий из 400 аминокислот, входит  $400 \times 3 = 1200$  нуклеотидов. Следовательно, молекулярная масса гена равна  $1200 \times 300 = 360\,000$ .  
 92. Указанным нуклеотидам ДНК в  $u$ -РНК соответствует такая последовательность нуклеотидов: УАЦЦАЦЦУЦЦЦЦААГ.  
 94. Зная частоту особей с генотипом  $rr$ , т. е.  $q^2$ , можно определить частоту ( $q$ ) гена  $r$  в данной популяции:

$$q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0,0025} = 0,05.$$

95. 128 особей с генотипом  $Kk$  содержат 256 аллелей, из которых 128 аллелей  $K$  и 128 аллелей  $k$ . Частота ( $p$ ) аллелей

$$K = \frac{128}{256} = 0,5, \text{ или } 50\%,$$

частота ( $q$ ) аллелей  $k = 1 - p = 1 - 0,5 = 0,5$ , или 50%.

96. Частота ( $p$ ) аллеля  $A = 0,8$ , а частота ( $q$ ) аллеля  $a = 0,2$ . В соответствии с законом Харди — Вайнберга в популяции установится следующее соотношение генотипов:  $0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa$ . Следовательно, частота ( $p^2$ ) генотипа  $AA = 0,64$ , или 64%, частота ( $2pq$ ) генотипа  $Aa = 0,32$ , или 32%, частота ( $q^2$ ) генотипа  $aa = 0,04$ , или 4%.  
 97. Частота ( $q^2$ ) генотипов

$$rr = \frac{210}{84\,000} = 0,0025.$$

98. Частота ( $p$ ) гена  $M = 0,6$ , частота ( $q$ ) гена  $m = 0,4$ . В соответствии с законом Харди — Вайнберга в популяции после первого скрещивания установится такое равновесие генотипов:  $0,36MM + 0,48Mm + 0,16mm$ .  
 99. Частота ( $q^2$ ) генотипа  $aa = 0,01$ ;  
 частота ( $q$ ) гена  $a = \sqrt{0,01} = 0,1$ ;  
 частота ( $p$ ) гена  $A = 1 - q = 0,9$ ;  
 частота ( $p^2$ ) генотипа  $AA = 0,81$ ;  
 частота ( $2pq$ ) генотипа  $Aa = 2 \times 0,9 \times 0,1 = 0,182$ .  
 Следовательно, популяция состоит из 81% генотипов  $AA$ , 18% генотипов  $Aa$  и 1% генотипов  $aa$ .  
 100. В популяции установится равновесие генотипов на таком уровне:  $0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa$ .

**Автогамия** — самоопыление, попадание пыльцы на рыльце пестика своего же цветка.

**Автогенез** — ошибочное направление эволюционной теории, рассматривающее эволюцию как результат действия внутренних сил самого организма вне зависимости от условий внешней среды.

**Аутополиплоид (аутополиплоид, эуплоид)** — организм, возникший в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом.

**Автосиндез** — конъюгация между собой хромосом одной родительской формы у отдаленного гибрида.

**Аддитивный эффект** — суммарное выражение однозначно действующих полимерных генов.

**Адекватные изменения** — изменения, возникающие в том же направлении, что и вызывающее их воздействие.

**Аллели множественные** — несколько возникших путем мутаций состояний одного локуса хромосомы, отличающихся по своему проявлению.

**Аллельные гены (аллели)** — гены одной пары признаков, находящихся в одинаковых точках гомологичных хромосом. У диплоидного организма два аллеля не могут находиться в одной гамете.

**Аллогамия** — опыление чужой пыльцой.

**Аллополиплоид** — полиплоидный организм, развивающийся в результате объединения наборов хромосом различных форм.

**Алосинтез** — конъюгация хромосом у отдаленного гибрида.

**Альбинизм** — отсутствие окраски у всего организма или отдельных его частей, вызываемое генами или плазмогенами, препятствующими синтезу красящих пигментов.

**Амфидиплоид** — полиплоидный организм, возникший в результате удвоения хромосомных наборов двух разных видов или родов.

**Амфимиксис** — обычный тип полового процесса, при котором зародыш образуется в результате слияния женской и мужской гамет.

**Анафаза** — стадия митоза и мейоза, следующая за метафазой, во время которой дочерние хромосомы отходят по направлению к разным полюсам клетки.

**Андрогенез** — мужской партеногенез — развитие гаплоидного организма после оплодотворения, если ядро яйцеклетки по каким-либо причинам элиминировалось.

**Анеуплоид (гетероплоид)** — растение, имеющее уменьшенное или увеличенное число хромосом одной или нескольких гомологических пар.

**Антигены** — чужеродные для данного вида белки (в том числе белки микробов). При попадании в живой организм вызывают образование защитных веществ — антител.

**Антимутаген** — вещество, предупреждающее или снимающее действие мутагенов.

**Антитела** — вещества белкового происхождения, вырабатываемые организмом в ответ на введение в него антигенов. Способствуют выработке в организме иммунитета.

**Апомиксис** — развитие организма без слияния половых клеток; из неоплодотворенной яйцеклетки (*партеногенез*), из вегетативной клетки зародышевого мешка (*апогамия*) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (*апоспория*)

**АТФ** — аденозинтрифосфорная кислота, универсальный источник энергии для всех процессов, протекающих в клетке. Состоит из аденина, рибозы и трех фосфатных групп.

**Аутбридинг** — скрещивание между неродственными особями.

**Аугосомы** — обычные, не половые хромосомы.

**Ахроматин** — вещество клеточного ядра, не окрашивающееся характерными для хромосом красителями.

**Бактериальная трансформация** — перенос с помощью ДНК наследственных признаков от одного штамма бактерий к другому.

**Бактериофаг (пожиратель бактерий)** — вирус, паразитирующий на бактериях и вызывающий их лизис (растворение).

**Бивалент** — две гомологичные хромосомы, конъюгирующие между собой в мейозе.

**Биотип** — группа генетически идентичных особей.

**Варианса ( $\sigma^2$ )** — отношение суммы квадратов отклонений значений отдельных вариантов от средней для данного вариационного ряда к числу степеней свободы.

**Варианта** — значение любого члена вариационного ряда, составленного по какому-либо количественному признаку.

**Возвратные скрещивания (беккроссы)** — скрещивания, при которых гибрид повторно (однократно или многократно) скрещивается с одной из родительских форм.

**Вид** — репродуктивно изолированная совокупность скрещивающихся популяций.

**Гаметофит** — половое поколение у цветковых растений, несущее половинное число хромосом, в противоположность спорофиту, развивающемуся в результате оплодотворения и имеющему двойное (диплоидное) число хромосом.

**Гаметы** — зрелые мужские и женские половые клетки, содержащие гаплоидное (половинное) число хромосом по сравнению с остальными клетками тела.

**Гаплоид** — организм, в клетках которого содержится в 2 раза меньше хромосом ( $n$ ), чем у исходной формы.

**Гексаплоид** — организм, клетки которого содержат шесть основных наборов хромосом ( $6x$ ).

**Гемизиготность** — случай, когда особь имеет только одну хромосому и, следовательно, не может быть ни гомо-, ни гетерозиготной. Гемизиготными по генам, содержащимся в X-хромосоме, являются самцы дрозофилы.

**Ген** — основной материальный элемент наследственности, участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосом. Контролирует определенную ступень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков.

**Генеральная совокупность** — совокупность единиц — особей или признаков, из которой отбираются варианты для совместного изучения. Часть единиц, отобранная для изучения генеральной совокупности, называется выборочной совокупностью (выборкой).

**Генерация** — поколение организмов.

**Генетика** — наука о наследственности и изменчивости организмов.

**Генетический анализ** — основной метод изучения характера действия и числа генов, определяющих наследование данного признака. Включает гибридологический, мутационный и популяционный методы.

**Генетический груз** — уменьшение приспособленности популяции, вызванное вредными генами (например, неэлиминированными рецессивами).

**Генетический код** — см. наследственный код.

**Геноинженерия** — целенаправленное изменение генетических программ клеток для придания исходным формам новых свойств или создания принципиально новых форм организмов. Осуществляется путем введения в клетку чужеродной генетической информации, гибридизации соматических клеток и другими приемами.

**Геном** — основной гаплоидный набор хромосом; совокупность качественно различных хромосом, содержащих полный одинарный набор генов.

**Генотип** — совокупность всех генов, определяющих развитие признаков и свойств растений.

**Генофонд** — совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

**Гены-модификаторы** — неаллельные гены, изменяющие проявление признака, контролируемого в основном другим геном. Самостоятельно не проявляются, но могут усиливать или ослаблять действие главного гена.

**Гены структурные** — гены, несущие информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле, т. е. определяющие первичную структуру белков.

**Гетерозиготный организм** — особь, содержащая в клетках тела разные гены данной аллельной пары, например *Aa*. При размножении такой особи происходит расщепление признаков.

**Гетерозис** — увеличение мощности, повышение жизнеспособности, возрастные продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

**Гетерокарионы** — первичные продукты слияния двух соматических клеток, имеющих в одной общей цитоплазме два или несколько разных ядер.

**Гибрид** — организм, сочетающий в себе признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

**Гибридизация** — процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

**Гибридная популяция** — совокупность наследственно различающихся особей, полученная в результате скрещивания и расщепления.

**Гибридное растение** — растение, полученное в результате скрещивания генетически различающихся родительских форм.

**Гомеостаз генетический** — поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне.

**Гомозиготный организм** — особь, содержащая в клетках тела одинаковые гены данной аллельной пары (*AA* или *aa*). При размножении такой особи расщепления по этим признакам быть не может.

**Гомологические хромосомы** — парные, соответствующие, полученные при оплодотворении хромосомы, нормально конъюгирующие между собой в мейозе.

**Группа сцепления** — совокупность всех генов, локализованных в данной хромосоме, благодаря чему они наследуются совместно (сцепленно).

**Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений** — яйцеклетка оплодотворяется одним, а диплоидное ядро эндосперма — другим спермием генеративной клетки. В результате возникают диплоидная зигота ( $2n$ ) и триплоидный эндосперм ( $3n$ ).

**Делеция (нехватка)** — выпадение участка хромосомы, содержащего один или несколько генов.

**Диаллельные (циклические) скрещивания** — скрещивания, применяемые для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий. При этом каждая линия скрещивается со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций.

**Дигаллоид** — особь, происходящая от тетраплоидной формы, но имеющая по сравнению с ней в 2 раза меньше хромосом ( $2x$  вместо  $4x$ ).

**Дигибридное скрещивание** — скрещивание при различии родительских особей по двум парам аллелей.

**Диплоид** — организм с двумя гомологичными наборами хромосом в соматических клетках ( $2n$ ): один привнесен в зиготу женской, а второй — мужской родительской формой.

**Дискретное строение наследственного материала** — строение ДНК и хромосом, состоящих из отдельных единиц — генов, способных к рекомбинации, определяющих развитие различных признаков и относительно независимых друг от друга.

**Дисперсия** — статистический показатель выборки, характеризующий отклонения от среднего значения.

**Длительные модификации** — передающиеся в течение нескольких поколений изменения компонентов цитоплазмы, индуцированные внешними воздействиями.

**ДНК** — дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль. В состав отдельных нуклеотидов ДНК входят азотистые основания, сахар дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

**Доминантный ген** — один из пары аллельных генов, подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) гена ( $A > a$ ).

**Доминирование** — подавление у гибридных организмов одних признаков другими. Может быть полным, когда гетерозигота  $Aa$  фенотипически не отличается от гомозиготы  $AA$ , и неполным, когда доминантный ген не полностью подавляет проявление своего рецессивного аллеля.

**Дрейф генов** — генетические изменения в популяциях, вызванные скорее случайными явлениями, чем отбором.

**Дупликация** — удвоение какого-либо участка хромосомы.

**Зигота** — оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма, имеет двойное, диплоидное ( $2n$ ) число хромосом.

**Изменчивость** — процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав) и их функций. Может быть наследственной и модификационной.

**Инбредный минимум (инцухт-минимум)** — состояние инбредного потомства, когда депрессия достигла наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих поколениях не происходит, а потомство становится однородным.

**Инбридинг (инцухт)** — принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получаются инбредные линии (инцухт-линии), называемые также самоопыленными линиями.

**Инверсия** — хромосомная мутация, возникающая в результате двух разрывов и переворачивания участка хромосомы на  $180^\circ$ . При этом последовательность генов изменяется так:  $abcd \rightarrow acbd$ .

**Интеркинез (интерфаза)** — стадия покоя между первым и вторым делениями мейоза или между двумя митозами, когда в клетке происходят все процессы биосинтеза.

**Интерференция** — подавление кроссинговера в близких участках хромосомы под влиянием кроссинговера, происходящего в соседних районах.

**Интрогрессия** — включение генов одного вида в генофонд другого.

**Информационная РНК (и-РНК)** — РНК, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам. Состав оснований в молекуле информационной РНК аналогичен ДНК, только вместо тимина содержится урацил. На информационной РНК, как на матрице, происходит синтез белка из аминокислот.

**Инцухт** — см. инбридинг.

**Инцухт-линия (самоопыленная линия)** — потомство одного перекрестноопыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.

**Кариогамия** — слияние ядер мужской и женской гамет в ядро зиготы. Составляет основу процесса оплодотворения.

**Кариокинез** — см. митоз.

**Кариотип** — совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной и формой.

**К-митоз** — митоз, заторможенный инактивацией веретена под воздействием колхицина.

**Кодон** — единица наследственной информации, состоящая из трех расположенных в определенной последовательности азотистых оснований и контролирующая положение конкретной аминокислоты в полипептидной цепи.

**Колхицин** — алкалоид ( $C_{22}H_{26}O_6$ ), сильный растительный яд. Разрушая веретено клеточного деления, вызывает образование клеток с удвоенным числом хромосом.

**Комбинационная (гибридная) изменчивость** — наследственная изменчивость, возникающая в результате сочетания и взаимодействия генов при скрещивании.

**Комплементарное действие генов** — совместное, дополняющее друг друга действие двух или большего числа генов на развитие какого-либо признака.

**Конъюгация хромосом (синопсис)** — сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен взаимный обмен отдельными участками.

**Коэффициент инбридинга (инцухта)** — степень увеличения гомозиготности в популяции под влиянием близкородственного скрещивания.

**Коэффициент наследуемости** — доля генетической изменчивости в общей фе-

нотипической изменчивости какого-либо признака. Чем выше коэффициент наследуемости данного признака, тем эффективнее отбор по фенотипу.

**Кроссбридинг (ксеногамия)** — перекрестное опыление.

**Кроссинговер** — перекрест хромосом, в результате которого между ними может происходить обмен гомологичными (одинаковыми) участками.

**Ксенийность** — непосредственное проявление признаков отцовского организма на эндосперме семени (ксении 1-го порядка) или околоплоднике (ксении 2-го порядка) материнских растений.

**Летальный ген** — ген, вызывающий в гомозиготном состоянии гибель организма.

**Линия растений** — потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

**Локус хромосомы** — участок хромосомы, в котором локализован ген.

**Макроспорогенез (мегаспорогенез)** — процесс образования макроспор (мега-спор). Одна из макроспор, формирующаяся в семяпочке, дает зародышевый мешок.

**Материнская наследственность** — наследственность, определяемая факторами цитоплазмы или пластид и передаваемая только женскими организмами.

**Мейоз** — особый тип клеточного деления, происходящего при развитии половых клеток или спор, приводящего к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое. В процессе мейоза происходит два последовательных деления ядра, а удваиваются хромосомы только один раз. В мейозе конъюгируют гомологичные хромосомы.

**Малые мутации** — наследственные изменения, в незначительной степени затрагивающие физиологические и морфологические признаки организмов.

**Метафаза** — средняя, вторая, фаза митоза или мейоза, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя ядерную пластинку.

**Микроспорогенез** — процесс образования пыльцы в пыльниках покрытосеменных растений. Гиплоидные клетки (микроспоры), возникающие в результате двух мейотических делений, развиваются в пыльцевые зерна.

**Митоз** — деление клетки, в результате которого происходит сначала удвоение хромосом, а затем их равномерное распределение между двумя вновь возникающими клетками.

**Митохондрии** — нитевидные или гранулярные образования, состоящие из белка, липидов, РНК и ДНК. Являются центрами клеточного дыхания, обмена веществ и генерирования энергии. В них вырабатывается АТФ.

**Модификация** — различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

**Молекулярная генетика** — наука, изучающая явления наследственности и изменчивости на основе (уровне) молекулярных структур клетки.

**Моногибридное скрещивание** — скрещивание организмов, различающихся по одной паре аллелей.

**Моносомик** — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из парных хромосом представлена в единственном числе ( $2n-1$ ).

**Моносомный анализ** — генетический анализ, основанный на использовании моносомиков и нуллисомиков.

**Мутагенез** — процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием естественных и искусственных факторов (мутагенов).

**Мутагены** — факторы, вызывающие мутации. Подразделяются на физические и химические.

**Мутант** — организм, у которого в результате мутации возникло изменение какого-либо признака или свойства.

**Мутационная изменчивость** — структурные изменения генов и хромосом, ведущие к возникновению новых наследственных признаков и свойств организма.

**Мутация** — новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

**Наследование** — процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов другому.



**Наследственная информация** — порядок нуклеотидов ДНК и РНК, контролирующей синтез определенных белков и развитие на их основе соответствующих признаков организма.

**Наследственность** — процесс воспроизведения организмами в ряду последовательных поколений сходного типа обмена веществ, признаков и свойств.

**Наследственный (генетический) код** — последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая расположение аминокислот в синтезируемом белке.

**Наследственный фактор** — см. ген.

**Наследуемость** — доля гемотипически обусловленной изменчивости (генетический компонент) в общей фенотипической изменчивости организмов.

**Насыщающие скрещивания** — многократное скрещивание гибридов в какой-либо комбинации с отцовской исходной формой. При этом происходит насыщение материнской формы ядерным материалом отцовской формы.

**Несовместимости гены (S-факторы)** — гены, обуславливающие совместимость или несовместимость двух гамет и, следовательно, возможность оплодотворения.

**Норма реакции** — способность реагирования организма на изменение окружающих условий. Определяется генотипом и проявляется в форме модификаций.

**Нуклеиновые кислоты** — высокомолекулярные вещества, биополимеры, хранение и передающие у всех организмов наследственную информацию. Состоят из нуклеотидов, последовательность которых определяет синтез специфических белков. Представлены двумя типами: ДНК и РНК.

**Нуклеотид** — сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав молекул ДНК и РНК.

**Нуллисомик** — растение, у которого в диплоидном наборе отсутствует пара гомологичных хромосом ( $2n-2$ ).

**Обратная мутация** — мутация ранее мутировавшего гена вновь в исходное состояние ( $A \rightleftharpoons a$ ).

**Обратная транскриптаза (ревертаза)** — фермент, с помощью которого осуществляется обратная транскрипция — синтез ДНК на *и*-РНК-матрице.

**Общая комбинационная способность** — средняя ценность самоопыленных линий в гибридных комбинациях. Определяется в результате скрещивания линий с каким-либо сортом или гибридом (тестером).

**Онтогенез** — индивидуальное развитие организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

**Оперон** — генетическая единица транскрипции кода ДНК. Совокупность генов, составляющих функциональную единицу хромосом. Состоит из структурных генов и гена-оператора.

**Основное число хромосом ( $x$ )** — исходный хромосомный набор, благодаря умножению которого образовался данный полиплоидный ряд. У диплоидных видов основное число хромосом равно гаплоидному их числу.

**Отбор стабилизирующий** — устранение всех фенотипов, слишком сильно уклоняющихся от среднего фенотипа популяции, и как следствие этого — устранение генов, определяющих развитие таких уклоняющихся фенотипов.

**Отдаленная гибридизация** — скрещивание организмов, относящихся к разным видам или родам.

**Панмиксия** — свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции.

**Партеногенез** — развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

**Перекрыт (кроссинговер)** — обмен гомологичными участками у хромосом одной пары, приводящий к рекомбинации генов.

**Плазмиды** — внехромосомные молекулы ДНК, способные к автоплоидной репликации и передающиеся в дочерние клетки при делении бактерий.

**Плазмогены** — наследственные факторы, локализованные в цитоплазме, способные к авторепродукции и передаче наследственной информации.

**Плейотропия** — способность гена оказывать влияние одновременно на несколько признаков организма. Свойственна большинству генов.

**Плоидность** — число геномов в клетках данного организма.

**Полигены** — гены, контролирующие количественную (полигенную) генетическую изменчивость. Действие полигенов в сильной степени зависит от внешних условий; анализируется оно методами математической генетики.

**Полигибрид** — гибрид, полученный в результате скрещивания особей, различающихся по нескольким признакам.

**Полимерные (однозначные — множественные) гены** — неаллельные гены, действующие на один и тот же признак одинаковым образом.

**Полипloidия** — наследственные изменения, связанные с увеличением числа хромосом.

**Полирибосомы** — комплекс рибосом, связанных молекулой РНК. Участвуют в синтезе крупных белковых молекул.

**Половые хромосомы** — хромосомы, различающиеся по структуре и функциям у разных полов и определяющие развитие пола.

**Популяция** — совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей. В селекции под популяцией понимают группу особей, имеющих наследственные различия.

**Приобретенные признаки или свойства** — черты, отсутствовавшие у предков данной особи и приобретенные организмом в течение его онтогенеза.

**Прокариоты** — организмы (бактерии и синезеленые водоросли), у которых генетический материал представлен молекулой ДНК, прямо включенной в цитоплазму.

**Профаза мейоза** — первая стадия 1-го деления мейоза, во время которой происходит конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между ними (кроссинговер).

**Профаза митоза** — первая стадия митоза, во время которой хромосомы благодаря спирализации становятся видимыми.

**Пуффы** — вздутия, представляющие собой активные участки гигантских полигенных хромосом, в которых происходит синтез РНК.

**Расщепление** — появление разнообразных форм в гибридных поколениях в результате рекомбинации аллельных и неаллельных генов в процессе мейоза.

**Редукционное деление** — см. мейоз.

**Рекомбинация** — перегруппировка родительских генов при мейозе в результате кроссинговера.

**Репарация** — самовосстановление первичной структуры ДНК, следующее после нарушения ее физическими или химическими мутагенами.

**Репликация ДНК** — удвоение молекулы ДНК. Двойная цепь ее сначала разделяется на две, и на каждой из них достраиваются новые комплементарные дочерние цепи нуклеотидов под действием фермента ДНК-полимеразы.

**Рецессивный признак** — признак, подавляемый в гибридном организме действием доминантного гена той же аллельной пары.

**Реципрокные (взаимные) скрещивания** — скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнской, а в другом — в качестве отцовской формы ( $\text{♀} A \times \text{♂} B$  и  $\text{♀} B \times \text{♂} A$ ).

**Рибосомы** — очень мелкие сферические частицы в цитоплазме, в которых происходит синтез белковых молекул.

**РНК** — рибонуклеиновая кислота, биологический полимер, участвующий в биосинтезе белка. Состоит из нуклеотидов, соединенных в виде спиралевидной цепочки. В состав каждого из них входят: азотистые основания (аденин, гуанин, цитозин, урацил), сахар рибоза и фосфорная кислота.

**Сайт** — термин, применяемый иногда для обозначения наименьшей единицы мутирования и комбинирования, затрагивающих отдельные нуклеотиды, внутри цитрона.

**S-аллели** — аллели генов несовместимости у растений.

**Самонесовместимость** — невозможность самооплодотворения растений, имеющих обоеполюе цветки. Самонесовместимость является механизмом, препятствующим инбридингу и способствующим кроссбридингу.

**Сверхдоминирование** — большая мощность и жизнеспособность гетерозиготы по сравнению с обеими гомозиготами по данной паре аллелей ( $AA < Aa > aa$ ).

**Серия аллелей** — ряд изменений одного и того же гена.

**Сесквидиплоид** — отдаленный гибрид, у которого хромосомный комплекс одного вида представлен двойным, а другой — обычным диплоидным набором хромосом.

**Синапсис (синтез)** — конъюгация гомологичных хромосом в профазе мейоза.

**Сингамия** — слияние гамет.

**Спектр мутаций** — совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена.

**Спермий** — название мужской половой клетки у растений.

**Специфическая комбинационная способность** — повышенная ценность самоопыленной линии в какой-либо конкретной комбинации. Определяется путем скрещивания многих линий между собой.

**Спонтанные мутации** — естественно возникающие наследственные изменения.

**Спорофит** — бесполое диплоидное поколение жизненного цикла растений. Начинается с оплодотворенной яйцеклетки и заканчивается образованием спор.

**Стохастический процесс** — процесс, результаты которого могут быть предсказаны с определенной вероятностью (в противоположность детерминированному процессу).

**Сублетальные гены** — полублетальные гены, наличие которых приводит к гибели более 50% особей.

**Супермутагены** — сверхмутагены, химические мутагенные вещества, вызывающие наибольшее число мутаций, например нитрозозтилмочевина или нитрозо-метилмочевина.

**Сцепление** — совместная передача потомству генов в тех же комбинациях, в каких они были у родительских форм. Связана с локализацией генов в одной хромосоме (группе сцепления).

**Телофаза** — четвертая, последняя фаза митоза или мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом и образование дочерних ядер.

**Тетравалент (квадривалент)** — группа из четырех гомологичных хромосом полидиплоидного организма, конъюгирующих между собой в мейозе.

**Тетраплоид** — организм, имеющий в клетках тела четыре основных (гаплоидных) набора хромосом ( $4x$ ).

**Тетрасомик** — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена четыре раза ( $2n+2$ ).

**Точковая (генная) мутация** — микроскопически невидимая мутация, затрагивающая очень небольшой участок хромосомы.

**Трансгенез** — перенос наследственной информации от одной клетки в другую с последующим фенотипическим выявлением.

**Трансгрессии** — суммирующее действие полимерных генов, вызывающих увеличение или уменьшение какого-либо признака или свойства.

**Трансдукция** — перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую, осуществляемый ДНК фагов.

**Транскрипция** — перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на и-РНК.

**Транслокация** — один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

**Трансляция** — перевод информации о нуклеотидном строении и-РНК на аминокислотное строение белка. В этом процессе матрицей для биосинтеза белка служит и-РНК.

**Транспортная РНК (т-РНК)** — один из видов РНК, играющий роль переносчика аминокислот к рибосомам, где они связываются в полипептидную цепь. Число различных молекул т-РНК соответствует числу аминокислот, участвующих в синтезе белка.

**Трансформация** — изменение наследственного свойства какого-либо штамма бактерий в результате поглощения ДНК другого штамма.

**Тригибрид** — гибрид, гетерозиготный по трем парам аллелей.

**Триплет** — структурный элемент гена, состоящий из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований и кодирующий одну аминокислоту.

**Триплоид** — организм, клетки которого имеют три основных (гаплоидных) набора хромосом.

**Трисомия** — анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена 3 раза ( $2n+1$ ).

**Тритикале** — пшенично-ржаные 56- или 42-хромосомные амфидиплоиды.

**Униваленты** — единичные, неконъюгирующие хромосомы в первом делении мейоза. Распределяются к полюсам клетки в анафазе случайно.

**Фенотип** — совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

**Фенокопия** — модификация фенотипа (вызванная особыми условиями среды), напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией.

**Флюктуация** — особая форма модификации, состоящая в плавном, очень постепенном изменении признака.

**Хиазма** — характерная фигура, образующаяся на стадии диплономы мейоза в результате перекрещивания двух хроматид пары гомологичных хромосом.

**Химеры** — растения, состоящие из тканей разных генотипов. Получаются в результате соматических мутаций, а также при прививках, когда в месте срастания закладываются почки, в которых часть тканей принадлежит привою, а часть подвою.

**Хроматиды** — одна из двух продольных нитей, входящих в состав хромосом. Хроматиды хорошо видны во время профазы и метафазы, а в стадии анафазы они уже становятся самостоятельными хромосомами.

**Хроматин** — основное вещество клеточного ядра нуклеопротейного состава, хорошо окрашивающееся основными анилиновыми красителями.

**Хромонемы** — нуклеопротейные нити, структурные субъединицы хромосом.

**Хромосомные аберрации** — различные изменения структуры хромосом (нехватки, транслокации, инверсии, дупликации).

**Хромосомный комплекс** — набор хромосом, свойственный данному виду.

**Хромосомный набор** — совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Известны два типа: гаплоидный — в зрелых половых клетках ( $n$ ) и диплоидный — в соматических клетках ( $2n$ ).

**Хромосомы** — окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоят из ДНК и белков. Основные носители наследственной информации организма.

**Цитогенетика** — наука, изучающая явления наследственности и изменчивости организмов в связи с поведением клеточных структур, особенно хромосом.

**Цитология** — наука о клетке, изучает ее структуру (строение) и функцию (жизнедеятельность).

**Цитоплазма** — вся масса клетки, за исключением ядра. Содержит органоиды, выполняющие различные функции (эндоплазматическая сеть, митохондрии, рибосомы, пластиды и др.).

**ЦМС** — цитоплазматическая мужская стерильность, наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии.

**Эпистаз** — взаимодействие неаллельных генов, при котором аллель одного гена подавляет действие аллелей других генов ( $A > B$ ).

**Эукариоты** — организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы. К ним относятся все организмы, кроме бактерий и сине-зеленых водорослей. Эукариотам свойствен митоз и мейоз.

**Эффект положения гена** — различие в фенотипическом проявлении гена, обусловленное изменением его положения в хромосоме по отношению к другим генам.

**Ядро клеточное** — важнейшая часть клетки, центр управления всеми процессами ее жизнедеятельности. В ядре сосредоточены материальные носители наследственности организма — хромосомы.

**Яйцеклетка (яйцо)** — женская половая клетка.

**X-хромосома** — парная половая хромосома в клетках особей гомогаметного пола ( $XX$ ).

**Y-хромосома** — непарная половая хромосома в клетках особей гетерогаметного пола ( $XY$ ).

---

## УКАЗАТЕЛЬ ЛИТЕРАТУРЫ

---

- Босток К., Самнер Э. Хромосома эукариотической клетки. — М.: Мир, 1981, 598 с.
- Брюбейкер Дж. Л. Сельскохозяйственная генетика. — М.: Колос, 1966, 220 с.
- Гайсинович А. Е. Зарождение генетики. — М.: Наука, 1967, 195 с.
- Гершензон С. М. Основы современной генетики. — М.: Наука, 1980, 250 с.
- Гуляев Г. В. Задачник по генетике. — М.: Колос, 1981, 78 с.
- Гуляев Г. В., Мальченко В. В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. — М., Россельхозиздат, 1983, 240 с.
- Джинкс Дж. Нехромосомная наследственность. — М.: Мир, 1966, 287 с.
- Дубинин Н. П. Общая генетика. — М.: Наука, 1976, 487 с.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. — М.: Наука, 1967, 591 с.
- Иогансен В. О наследовании в популяциях и чистых линиях. — М.: — Л.: Сельхозгиз, 1935, 77 с.
- Классики советской генетики. — Л.: Наука, 1968, 538 с.
- Ли У. Введение в популяционную генетику. — М.: Мир, 1978, 549 с.
- Лобашев М. Е. Генетика. Издательство ЛГУ, 1967, 751 с.
- Мендель Г. Опыты над растительными гибридами. — М. — Л.: Сельхозгиз, 1935, 111 с.
- Морган Т. Г. Теория гена. — М.: Сеятель, 1927, 312 с.
- Мюнтцинг А. Генетика. — М.: Мир, 1967, 610 с.
- Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск: Высшая школа, 1974, 447 с.
- Серебровский А. С. Генетический анализ. — М.: Наука, 1970, 341 с.
- Стент Г., Кэлиндар Р. Молекулярная генетика. — М.: Мир, 1981, 646 с.
- Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. — М.: Колос, 1968, 445 с.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. — М.: Мир, 1978, 719 с.

---

## О Г Л А В Л Е Н И Е

---

Введение . . . . .	3
<b>Глава I. Цитологические основы наследственности и развития. Размножение</b> . . . . .	15
Клеточное строение организмов . . . . .	15
Деление клетки . . . . .	34
Размножение . . . . .	40
<b>Глава II. Закономерности наследования при внутривидовой гибридизации. Законы Г. Менделя</b> . . . . .	55
Генетический анализ . . . . .	55
Моногибридное скрещивание . . . . .	60
Дигибридное скрещивание и правило независимого комбинирования генов . . . . .	64
Статистическая оценка результатов расщепления . . . . .	70
Полигибридные скрещивания и наследование при взаимодействии генов . . . . .	74
Наследование количественных признаков и трансгрессии . . . . .	85
<b>Глава III. Хромосомная теория наследственности</b> . . . . .	89
Хромосомы и наследственность . . . . .	89
Определение и развитие пола . . . . .	90
Наследование признаков, сцепленных с полом . . . . .	96
<b>Глава IV. Цитоплазматическая наследственность</b> . . . . .	114
Пластидная наследственность . . . . .	115
Цитоплазматическая мужская стерильность . . . . .	117
Природа цитоплазматической изменчивости . . . . .	123
<b>Глава V. Молекулярные основы наследственности</b> . . . . .	125
ДНК — основной материальный носитель наследственности . . . . .	129
Структура и функции нуклеиновых кислот . . . . .	136
Транскрипция и трансляция. Генетический код . . . . .	146
Синтез белка . . . . .	154
Структура и функции гена . . . . .	161
Гибридизация соматических клеток . . . . .	168
Генная инженерия . . . . .	171
<b>Глава VI. Изменчивость организмов</b> . . . . .	174
Модификационная изменчивость . . . . .	175
Статистические методы изучения изменчивости . . . . .	178
Популяции и чистые линии . . . . .	181
Мутационная изменчивость . . . . .	185
Основные типы мутаций и принципы их классификации . . . . .	203
Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости . . . . .	210
Использование искусственного мутагенеза в селекции растений и микроорганизмов . . . . .	216
Изменчивость растений при прививке. Химеры . . . . .	224

Глава VII. Полиплоидия и другие изменения числа хромосом . . . . .	228
Типы полиплоидии и классификация полиплоидов . . . . .	233
Моносомный генетический анализ . . . . .	247
Методы искусственного получения полиплоидов . . . . .	250
Гаплоидия . . . . .	253
Полиплоидия у животных . . . . .	256
Глава VIII. Отдаленная гибридизация . . . . .	257
Нескрещиваемость видов, ее причины и методы преодоления . . . . .	260
Бесплодие отдаленных гибридов, его причины и способы преодоления . . . . .	262
Особенности формообразования в потомстве отдаленных гибридов . . . . .	267
Использование отдаленной гибридизации в селекции растений . . . . .	272
Глава IX. Инбридинг и гетерозис . . . . .	275
Аутбридинг и инбридинг . . . . .	275
Гетерозис . . . . .	282
Использование цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) . . . . .	289
Теория гетерозиса . . . . .	296
Глава X. Генетические основы индивидуального развития . . . . .	303
Глава XI. Генетические процессы в популяциях . . . . .	311
Учение о популяциях . . . . .	311
Влияние отбора на структуру популяций . . . . .	321
Генетико-автоматические процессы (дрейф генов) . . . . .	324
Генетический гомеостаз и полиморфизм популяций . . . . .	327
<i>Задачи</i> . . . . .	328
Решения некоторых задач . . . . .	335
Краткий словарь терминов . . . . .	340
Указатель литературы . . . . .	349

Тригорий Владимирович Гуляев

**ГЕНЕТИКА**

И. о. зав. редакцией *И. А. Курзина*  
Редактор *З. И. Уткина*  
Художественный редактор *О. М. Соркина*  
Технический редактор *Н. В. Новикова*  
Корректор *И. Н. Молодкина*

**ИБ № 2803**

Сдано в набор 05.08.83. Подписано к печати  
04.11.83. Т-13775. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага  
кн.-журн. Гарнитура литературная. Печать  
высокая. Усл. печ. л. 22. Усл. кр.-отт. 22.  
Уч.-изд. л. 26,31. Изд. № 128. Тираж 40 000 экз.  
Заказ № 1495. Цена 1 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство  
«Колос», 107807, ГСП, Москва, Б-53,  
ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома  
при Государственном комитете СССР по делам  
издательств, полиграфии и книжной торговли.  
Москва, 113105, Нагатинская ул., д. 1.