

575
3-264



ПОВЫШЕНИЕ
КВАЛИФИКАЦИИ

С. С. ЗАМОТАЙЛОВ
А. М. БУРДУН

Краткий курс генетики

32.8551



УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ
КВАЛИФИКАЦИИ СПЕЦИАЛИСТОВ

С. С. ЗАМОТАЙЛОВ
А. М. БУРДУН

Краткий курс генетики

Допущено Управлением высшего и среднего специального образования Госагропрома СССР в качестве учебного пособия для слушателей факультетов повышения квалификации сельскохозяйственных вузов



Библиотека
СамСХИ
ИНВ. № 323551

МОСКВА ВО "АГРОПРОМИЗДАТ" 1987

575
8-264
ББК 41.3
3-26
УДК 631.52(075.3)

Рецензенты: доктор сельскохозяйственных наук *З. В. Абрамова*, доктор сельскохозяйственных наук *В. А. Мошкин*

Замотайлов С. С., Бурдун А. М.

3-26 Краткий курс генетики. — М.: Агропромиздат, 1987. — 160 с.: ил. — (Учеб. пособия для повышения квалификации специалистов).

В пособии даны основные понятия генетики, изложены цитологические и молекулярные основы наследственности. Рассмотрены закономерности наследования признаков при внутривидовой гибридизации и гибридологический анализ. Освещены мутационный процесс, межвидовая гибридизация, гетерозис, генетика популяций.

Для повышения квалификации агрономов-семеноводов.

3 $\frac{3803010300 - 364}{035(01) - 87}$ 215 - 87

ББК 41.3

Сергей Сергеевич Замотайлов,
Алексей Михайлович Бурдун

КРАТКИЙ КУРС ГЕНЕТИКИ

Зав. редакцией *А. С. Максимова*
Редактор *С. Д. Пушкарский*
Художественный редактор *Б. К. Дормидонтов*
Технические редакторы *И. Г. Гоголевская, М. И. Волкова*
Корректор *Э. О. Володкевич*

ИБ № 5136

Подписано в печать 09.06.87. Т-01136. Формат 60 × 88¹/₁₆. Бумага кн.-журн. Печать офсетная. Гарнитура Пресс-Роман. Усл. п. л. 9,8. Усл. кр.-отт. 10,04. Уч.-изд. л. 10,49. Изд № 348. Тираж 11 000 экз. Заказ 1454. Цена 35 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО "Агропромиздат", 107807, ГСП, Москва, Б-53, ул. Садовая-Спасская, 18.

Московская типография № 8 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли 101898, Москва, Хохловский пер., 7.

© ВО "Агропромиздат", 1987

ВВЕДЕНИЕ

Генетика изучает важнейшие свойства органических форм — наследственность и изменчивость. В теории эволюции Ч. Дарвина этим свойствам отводится наряду с отбором роль ведущих факторов прогрессивного развития живой природы.

Под наследственностью Ч. Дарвин понимал свойство организмов сохранять в потомстве сходство во внешнем и внутреннем строении и способность определенным образом реагировать на внешние условия. Изменчивость, по его мнению, — более сложное понятие. Прежде всего, Ч. Дарвин обращал внимание на то, что изменчивость представляет собой свойство живой природы вызывать в поколениях организмов отличия от родителей и что эти отличия могут носить определенный и неопределенный характер. С определенным характером Ч. Дарвин связывал генетические изменения признаков и свойств организмов, с неопределенным — изменения, вызванные условиями среды.

Необходимость развития научных знаний о наследственности и изменчивости, особенно в период становления теории эволюции, привела к рождению науки генетики.

“Генетика — это наука о наследственности и изменчивости, которая стремится постичь законы, определяющие сходство и различия между индивидуумами, родственными друг другу по происхождению”, — определил Бэтсон в 1906 г., предложив это название для новой в то время биологической науки.

Будучи органической частью эволюционного учения, генетика раскрывает закономерности наследственности и изменчивости. Генетика изучает: процессы закрепления новообразований в поколениях и реализации наследственной информации в индивидуальном развитии, материальную природу носителя информации (генотипа) о плане развития каждого индивидуума и его свойствах, закономерности обмена информационным материалом между особями в процессе размножения и их взаимодействия в биоценозах, роль генов в развитии признаков в онтогенезе и их системы — в филогенезе, значение информационных макромолекул в синтезе белков и регуляции обменных процессов в целом. Генетика изучает закономерности изменения материальной структуры дискретных единиц наследственной информации и разрабатывает способы конструирования их новых блоков.

Все эти и множество других вопросов генетика, как быстро прогрессирующая наука, решает в теснейшей связи с рядом других наук.

Цитология, как наука о клетке, помогает успешно решать вопро-

сы о материальной природе генетической информации и механизме ее передачи потомству. Связь с биохимией позволяет изучать химическое строение генов и биохимические процессы, которые совершаются в клетке в процессе реализации наследственной информации, ее развития и самовоспроизведения. Выделение молекулярной генетики в самостоятельный раздел является следствием тесного содружества биохимии и генетики.

Огромную роль в развитии генетики сыграли микробиология и вирусология. Хорошие знания биологии вирусов и бактерий позволили успешно использовать их в качестве модельных объектов при изучении молекулярных основ генетики. Тесное взаимодействие генетики, микробиологии и вирусологии способствовало их дальнейшему бурному развитию.

При изучении реализации наследственной информации в процессе онтогенеза генетика использует достижения эмбриологии и физиологии, а при анализе причин, вызывающих разрушение и изменение строения материальных носителей наследственной информации, — биофизики и физической химии.

В разработке теории микроэволюции генетика использует методы математики, в частности теорию вероятности и разработанную на ее основе вариационную статистику (биометрию).

Использование математического аппарата в моделировании генетических процессов в живой природе, в свою очередь, оказывает плодотворное влияние на развитие кибернетики и совершенствование самоуправляющихся машин. В этом плане интерес представляет организация системы самоуправления живых организмов при огромной экономии объема действующего вещества.

Таким образом, генетика, как наука о важнейших свойствах живой природы, тесно связана с большим комплексом естественных наук и широко использует их методы.

Закономерности наследования и реализации признаков и свойств в поколениях изучаются на различных уровнях — молекулярном, клеточном, организменном и популяционном.

Основными методами генетики являются: метод генетического анализа, при котором для выявления закономерностей наследования признаков и свойств проводится скрещивание организмов, различающихся состоянием одного или нескольких признаков; статистический анализ, основанный на применении теории вероятности при обработке результатов экспериментов с популяциями гибридного происхождения и естественно сложившимися группами организмов; генеалогический анализ, представляющий собой один из вариантов гибридологического анализа и основанный на составлении и изучении родословных отдельных особей и их семей (используется при изучении медленно размножающихся организмов и человека); цитологический анализ,

основанный на изучении строения клетки, ее структурных элементов и процессов, в них происходящих (эффективен в сочетании с гибридо-логическим методом); биохимический анализ, включающий методы химического анализа строения органических соединений в сочетании с цитологическим и гибридологическим методами изучения строения и функции генетического материала, в частности гена и процесса его реализации; фенотипический метод — сочетается с гибридологическим, цитологическим и биохимическим и применяется при изучении взаимодействия генов с условиями внешней среды при развитии конкретных признаков организма; метод культуры протопластов и тканей, используемый при изучении закономерностей переноса информационного материала между генетически изолированными формами и конструировании новых геномов методами геномной, геной и клеточной инженерии.

В системе биологических наук генетика занимает особое место. Она необходима агрономам, зооинженерам, микробиологам, вирусологам, ветеринарным и медицинским врачам, фитопатоологам, селекционерам, технологам биологической промышленности. Особенно эффективным оказалось применение законов генетики в технологии производства антибиотиков. Генетическими методами грибки были изменены настолько, что выход антибиотиков в их культуре возрос в сотни раз в сравнении с нормой. Широко используют достижения генетики и в селекции растений. На их основе создан ряд ценнейших сортов зерновых, кормовых и технических культур. К ним относятся обычные и высоколизиновые двойные гибриды кукурузы, карликовые и полукарликовые сорта пшеницы, полиплоидные сорта хлопчатника, ржи, сахарной свеклы, бескосточкового винограда и др. Аналогичное влияние оказывает генетика и на развитие селекции животных.

В связи с широким кругом изучаемых вопросов генетика является одной из ведущих наук современной биологии. Бурное развитие генетики выдвинуло эту науку на передний край естествознания, вызвало ускоренное превращение отдельных ее разделов и направлений исследований в самостоятельные науки.

За короткий исторический срок наряду с общей генетикой, генетикой животных и генетикой растений получили развитие и определились как самостоятельные науки цитогенетика, генетика человека, медицинская генетика, космическая генетика, эволюционная генетика, генетика популяций, генетика поведения, генетика соматических клеток, генетика микроорганизмов, генетика вирусов, биохимическая генетика, генетика фотосинтеза.

Исследования в области частной генетики отдельных сельскохозяйственных растений открыли перспективу для применения методов геной инженерии в растениеводстве, позволяющей конструировать новые генотипы в соответствии с требованиями производства. Широ-

кое применение методов выращивания растительных клеток и тканей вне организма на искусственных питательных средах позволило генетике раскрыть закономерности и биологические механизмы, составляющие основу нового направления в науке и производстве — биотехнологии. Способность клеток и тканей к восстановлению целого растения используется для клонowego микроразмножения. Созданы способы моделирования биологического семени методом культуры тканей в капсулах. Эти достижения используются в производстве безвирусного посадочного материала картофеля и цветочных культур.

Принципиально новые возможности в селекции растений открывает гибридизация соматических клеток методом слияния их изолированных протопластов, разные способы избирательного внесения генов в клетки растений, мутагенез и селекция на клеточном уровне.

Отбор на клеточном уровне сверхпродуцентов незаменимых аминокислот и белка, форм растений, достаточно стойких к токсическим веществам, засолению, низким температурам и другим неблагоприятным факторам среды, стал возможен благодаря последним достижениям генетики. Советские ученые, используя гены человека, разработали технологию производства в культуре кишечной палочки интерферона, природного стимулятора роста — соматотропного гормона человека, получили искусственный инсулин. В четыре-пять тысяч раз в сравнении с естественной увеличивается в биотехнологическом процессе скорость продуцирования рибофлавина. Органической химии такие скорости синтеза без использования генетических систем живой природы просто недоступны.

Биотехнологии доступны и производство необходимой для человека массы органического вещества. Ярким примером этого является разработанная под руководством члена-корреспондента АН СССР и ВАСХНИЛ Р. Бутенко технология производства биомассы женьшеня.

В интересах реализации Продовольственной программы СССР в решениях XXVII съезда КПСС указано на необходимость ускорить разработку проблем иммунологии, генетики и селекции, на основе использования биотехнологии и геной инженерии усилить работу по созданию и внедрению в производство новых высокопродуктивных сортов и гибридов сельскохозяйственных культур, отвечающих требованиям интенсивных технологий и устойчивых к неблагоприятным воздействиям внешней среды, пригодных к машинной уборке и удовлетворяющих запросам пищевой промышленности.

Современная генетика располагает знаниями и методами, позволяющими ей в союзе с другими науками успешно решить эти задачи.

ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГЕНЕТИКИ

Наследственность и изменчивость

Наследственность и изменчивость, как важнейшие свойства живой природы, изучаются только в их непрерывном единстве.

Наследственность — это свойство живых организмов закреплять, сохранять в поколениях возникающие изменения или новообразования. Этим свойством обеспечивается преемственность поколений: от кошки рождается кошка, и это животное, как совокупность новообразований, отличается от любого другого вида, в том числе и семейства кошачьих. Наследственность, как свойство живых существ, связана с воспроизведением себе подобных и реализуется в процессе размножения. Однако при этом часто наблюдается неполное соответствие потомства и родителей. Это несоответствие связано с появлением новообразований. Те из них, которые в последующих поколениях сохраняются, не исчезают, являются наследуемыми; те же, которые не закрепляются в поколениях, называют ненаследуемыми.

Изменчивость есть свойство организмов нарушать однообразие особей в процессе размножения и индивидуального развития. Отклоняющиеся от нормы особи называют вариантами. Если между отдельными вариантами наблюдаются незначительные постепенные переходы, то такую изменчивость называют непрерывной, флюктуирующей, или количественной. При резких отклонениях, не связанных между собой промежуточными вариантами (формами), наблюдают прерывистую, альтернативную, или качественную, изменчивость.

Сходство потомков с родителями обусловлено наличием в оплодотворенной яйцеклетке (зиготе) материализованной информации о всех признаках и свойствах организма на разных этапах его индивидуального развития. Эта информация является планом построения и развития организма и называется наследственной информацией. Она дискретна и способна сохраняться и передаваться из поколения в поколение, реализуясь в онтогенезе. Элементарной структурной единицей наследственной информации является нуклеотид, пара комплементарных нуклеотидов двунитчатой ДНК — рекон, мутон, или сайт.

Элементарная смысловая единица наследственной информации —

триплет (кодон в нити РНК) представляет собой сочетание трех последовательно соединенных друг с другом в одной нити ДНК нуклеотидов. Триплет кодирует одну аминокислоту в полипептидной цепочке.

Ген — функциональная единица наследственной информации, контролирующая синтез одного отдельного пептида. Исходя из этого определения, термин ген, генетический локус и цистрон являются синонимами. Совокупность генов одной особи, представляющую собой ее наследственную информацию, называют **генотипом**.

Замена одних аллелей другими или изменение их числа приводит к изменению генотипа. Реализация измененного генотипа вызывает развитие измененного организма, его фенотипа, под которым принято понимать совокупность признаков и свойств организма, реализованных в конкретных условиях среды в ходе его развития.

Изменения признаков и свойств фенотипа, вызванные изменениями генотипа, называют **генотипической изменчивостью**, а вызванные условиями среды — **модификационной изменчивостью**. В ходе индивидуального развития генотип реализуется постепенно. Фенотип, таким образом, зависит от генотипа, возраста данной особи и внешней среды, в которой происходило формирование каждого признака.

Из всех факторов, влияющих на фенотип, генотип является ведущим, определяющим. Факторы внешней среды по характеру действия на организмы подразделяются на две группы: модифицирующие и мутагенные. Модифицирующие факторы не вызывают генотипических изменений, мутагенные — вызывают их.

Модифицирующие условия среды могут выступать в качестве факторов, лимитирующих реализацию генов. В зависимости от степени реализации гена судят о силе его проявления (**экспрессии**). Ген репрессирован, если он не реализуется в онтогенезе в связи с отсутствием (лимитом) соответствующих условий. Ген считается **экспрессированным**, или **реализованным**, если признак, который им определяется, проявляется в фенотипе. Свойство организмов изменять фенотип в зависимости от возраста называют **возрастной изменчивостью**.

Замечено, что модификации определенны, однонаправленны. Так, в тени все растения всегда формируют более крупные листья, в густых посевах растения меньше ветвятся, под влиянием обильного кормления все здоровые животные накапливают жир и так далее.

Модификации имеют обычно приспособительный характер. Крупные листья обеспечивают растениям в условиях затенения улавливание большего количества солнечной энергии, необходимой для фотосинтеза. Меньшее ветвление в густых посевах, то есть в условиях недостатка влаги, минерального питания и света, позволяет растениям сформировать меньшее количество, но зато полноценных плодов. В период обилия корма дикие животные запасаются жирами, что поз-

воляет им переносить длительные периоды голодовки, обычные в естественной обстановке.

Приспособительный характер модификаций не всегда очевиден, но он обычно выявляется при детальном анализе. Так, озимые злаки осенью в прохладную солнечную погоду накапливают сахар в клеточном соке, что повышает морозоустойчивость растений.

Все модификации, вызываемые обычными для организмов колебаниями условий внешней среды, которые испытывали их предки в ряду поколений, являются приспособительными. Если организм подвергается действию необычных в его историческом развитии условий, то возникают модификации, не имеющие приспособительного характера. Так, искусственное лишение света надземной части стебля картофеля приводит к формированию на нем клубней, которые в естественных условиях не могут успешно выполнить функцию размножения. Некоторые, обычно сильные, воздействия такого рода направленно приводят к возникновению уродств, называемых морфозами. Например, недостаток молибдена в почве у многих видов подавляет формирование цветков. Нередко морфозы возникают вследствие других воздействий.

Приспособление организмов к изменяющимся условиям внешней среды в течение их индивидуальной жизни называют онтогенетической адаптацией. Термин "адаптация" означает "приспособление", а "онтогенез" — индивидуальное развитие организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Онтогенетическая адаптация обусловлена тем, что модификации "запрограммированы" в генотипе. Например, выполненность стебля у пшеницы является признаком, защищающим растение от повреждения хлебными пилильщиками, которые предпочитают откладывать яйца в полые стебли. В разреженном посеве у форм пшеницы с генами, контролирующими выполненность стебля, этот признак выражен сильнее, чем в загущенном. Поэтому характер таких модификаций называют приспособительным. Формы пшеницы, не несущие гены выполненности стебля, в любых условиях развивают полый стебель и сильнее повреждаются пилильщиком в разреженных посевах.

Если модификации запрограммированы в генотипе, то возможности онтогенетической адаптации ограничены, так как программа не может быть бесконечно большой. Величина листьев, например, яблони зависит от интенсивности освещения, но даже при самой большой величине этого показателя не появятся такие мелкие листья, как у самшита, а в самой глубокой тени — такие большие, как у банана.

Все признаки и свойства конкретного организма могут изменяться и изменяются под воздействием условий окружающей среды, но в определенных границах, обусловленных генотипом и обозначаемых понятием "норма реакции".

Одни признаки модифицируют сильно, другие слабо. Например, у пшеницы степень кушения, продуктивность колоса, масса зерна растения варьируют сильно, цвет зерновки, цвет зрелого колоса, форма колосковой чешуи — слабо. Модификации не обусловлены изменением генотипа и не приводят к изменению последнего. Генотип может изменяться и изменяться, но под воздействием скрещивания генотипически разных организмов, мутагенных факторов (мутагенов), трансдукции, трансгенозиса, трансформации, активности транспозонов и других механизмов рекомбинации. Свойство живых тел изменять генотип под воздействием мутагенных факторов, скрещивания генотипически разных родителей и других механизмов рекомбинации определяется как "генотипическая изменчивость". Она имеет случайный характер: если изменения вызваны скрещиванием, то их называют гомологичными рекомбинациями, а если действием мутагенов, то мутациями.

В результате скрещивания новые гены и их аллели, как правило, не образуются, а возникают их новые комбинации. Каждый потомок получает полный набор генов от отца и такой же набор — от матери. Какие именно аллели соответствующих генов войдут в состав генотипа каждого потомка — дело случая.

Иногда морфозы похожи на фенотипическое проявление известных мутаций. Соответствующие модификации называют фенотипическими. Например, излишек бора ведет к возникновению хлороза у многих видов растений. Аналогично проявляются некоторые мутации. Так как модификации запрограммированы в генотипе и не связаны с его изменением, они не являются новообразованиями и не представляют собой материала для исторического развития организмов — филогенеза. Наоборот, онтогенетическая адаптация организмов, осуществляющаяся благодаря модификациям, есть результат филогенеза. Рекомбинации и мутации являются новообразованиями и представляют собою материал для филогенеза.

Наследование

Хотя действие модифицирующих факторов не приводит к изменению генотипа, оно всегда вызывает более или менее значительные изменения фенотипа. Изменение же генотипа не всегда приводит к изменению фенотипа. Например, под действием радиации возник новый ген, но он не реализуется потому, что в состав генотипа входит другой, который подавляет действие вновь возникшего. Реализация нового гена может подавляться и условиями внешней среды. Поэтому диагностика, выявление генотипических изменений строятся на применении специальных генетических методов, основанных на исследовании потомства анализируемых организмов.

На современном этапе развития науки судить о генотипе в боль-

шинстве случаев можно в основном по фенотипу. Но фенотипические изменения представляют собой совокупность модификаций и генотипических изменений, взаимно маскирующих друг друга. Поэтому для различения модификаций и генотипических изменений (рекомбинаций и мутаций) тоже используется метод проверки по потомству. Основан он на изучении и использовании закономерностей процесса передачи генов (признаков и свойств) от родителей потомкам — наследования.

О наследовании генов судят по фенотипу, поэтому генетики говорят о "наследовании признаков и свойств", которые являются результатом наследования генов, их взаимодействия и влияния модифицирующих факторов внешней среды. Если говорят, что "растение гороха унаследовало от матери признак желтой окраски семян", то это значит, что оно унаследовало ген, обуславливающий признак желтой окраски семян, и что другие гены и факторы внешней среды не подавили его проявление. Наследование признаков и свойств — явление, а наследование генов — сущность этого явления. С точки зрения генетики признак является сигналом гена. Проявление этого сигнала зависит от многих причин.

Популяция и генофонд

Как сказано выше, скрещивание является одной из причин генотипических изменений организмов. Благодаря скрещиваниям родственные организмы, принадлежащие одному биологическому виду, обитающие на относительно небольших расстояниях друг от друга, в ходе смены последовательных поколений постоянно обмениваются генами и поэтому представляют собой целостную надорганизменную биологическую единицу, называемую популяцией.

Популяция — это в той или иной степени изолированная совокупность организмов одного биологического вида, характеризующихся общностью местообитания, обменивающихся в ходе смены последовательных поколений наследственной информацией благодаря скрещиваниям.

Систему генов популяции называют генофондом. Каждый ген любого организма, входящего в популяцию, является составной частью ее генофонда. Так как все организмы одной популяции являются близкими, родственными, то многие гены генофонда обнаруживаются в генотипах большинства особей популяции. Но некоторыми генами обладает только какая-нибудь часть особей популяции. Поэтому каждый ген генофонда имеет определенную частоту встречаемости.

Генофонд — наследственная информация популяции, в которой каждый ген характеризуется определенной частотой встречаемости.

Отбор и филогенез

Генофонд популяции под воздействием определенных факторов постепенно изменяется. Следовательно, изменяются и генотипы особей, составляющих популяцию. Благодаря этому осуществляется процесс исторического развития организмов — филогенез (органическая эволюция).

Основными факторами органической эволюции являются: генотипическая изменчивость, наследственность и отбор естественный и искусственный. Отбор, осуществляемый человеком в целях удовлетворения своих потребностей, является искусственным. Естественный отбор совершается под воздействием естественных факторов. Благодаря отбору эволюционный процесс приобретает приспособительный характер, имеет место филогенетическая адаптация организмов.

Искусственный отбор — оставление на племя человеком организмов, наиболее полно соответствующих требованиям производства. **Естественный отбор** — повышенная выживаемость организмов, лучше приспособленных к среде обитания.

Отбор всегда осуществляется на определенном фоне и под воздействием конкретных факторов. **Фон отбора** — условия среды, к которым приспособляются организмы в ходе филогенеза. **Факторы отбора** — это условия среды, контролирующей выживаемость организмов.

В искусственной обстановке доминирующим фактором отбора является человек, занимающийся выведением новых сортов или пород (селекционер). В естественных условиях роль селекционеров выполняют стихийно-естественные факторы.

В естественной обстановке отдельные условия среды обитания обычно одновременно входят и в комплекс условий, составляющих фон отбора, и в комплекс факторов отбора. Например, в ходе филогенетической адаптации растений к существованию в суровых условиях высоких широт пониженные температуры зимнего периода выполняли одновременно роль и фона, и фактора отбора на морозоустойчивость. При филогенетической адаптации к некоторым условиям фон и фактор отбора могут и не совпадать. Например, при выработке у насекомых покровительственной зеленой окраски в качестве фона отбора выступали зеленые растения, а факторами отбора были хищные животные, питающиеся насекомыми.

Все факторы органической эволюции взаимодействуют, но каждый из них выполняет свою роль. Генотипическая изменчивость как фактор эволюции поставляет материал для отбора. Благодаря мутациям возникают новые состояния генов. Благодаря рекомбинациям создаются их новые сочетания. Вследствие этого в составе популяции всегда имеются генотипически различные организмы, более или менее приспособленные к среде обитания или более или менее удовлетворяющие требованиям человека.

Отбор накапливает в популяции гены, имеющие приспособительное значение, и устраняет "вредные". Из всех факторов эволюции отбор является направляющим, ведущим. Он выполняет творческую роль в том смысле, что благодаря действию этого фактора в процессе эволюции создаются новые, более совершенные и более приспособленные формы организмов. Генотипическая изменчивость, поставляющая случайные, разнонаправленные новообразования, и наследственность, являющаяся консервативным фактором, такой роли выполнять не могут. Эволюция получает свою направленность от менее совершенных к более совершенным формам организмов благодаря отбору.

В процессе органической эволюции все основные ее факторы действуют непрерывно из поколения в поколение. Только непрерывный или многократно повторяющийся отбор может накапливать генотипические изменения и, следовательно, выполнять роль фактора эволюции.

Полезные, имеющие приспособительное значение, гены могут накапливаться из поколения в поколение. В процессе смены поколений при половом размножении происходит обмен генами, поэтому факторы эволюции через отдельные особи действуют на популяцию как на единое целое. Следовательно, элементарной эволюционирующей единицей является популяция.

Г Л А В А 2. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

Цитология — наука о клетке, изучает ее структуру и функции. Клетка является основой размножения, так как любой, даже самый сложный многоклеточный организм происходит из одной клетки или группы клеток путем их деления. Науку, изучающую наследственность и изменчивость в связи с размножением клеток, называют цитогенетикой.

Размножением называют процесс воспроизведения себе подобных особей с разным уровнем организации. Наследственность и изменчивость реализуются в процессе размножения.

Клетка является материальной основой преемственной связи между организмами разных поколений. Поэтому для генетики имеют большое значение данные о структуре клетки, функциях ее отдельных структурных элементов и особенно о роли последних в процессе размножения.

Наследственная информация реализуется в процессе жизнедеятельности клеток.

Строение растительной клетки и функции ее отдельных структурных элементов

Совокупность всех составных частей клетки, без клеточной оболочки, называют протопластом (см. рис. 3). Протопласт растительной клетки заключен в оболочку, являющуюся продуктом его жизнедеятельности

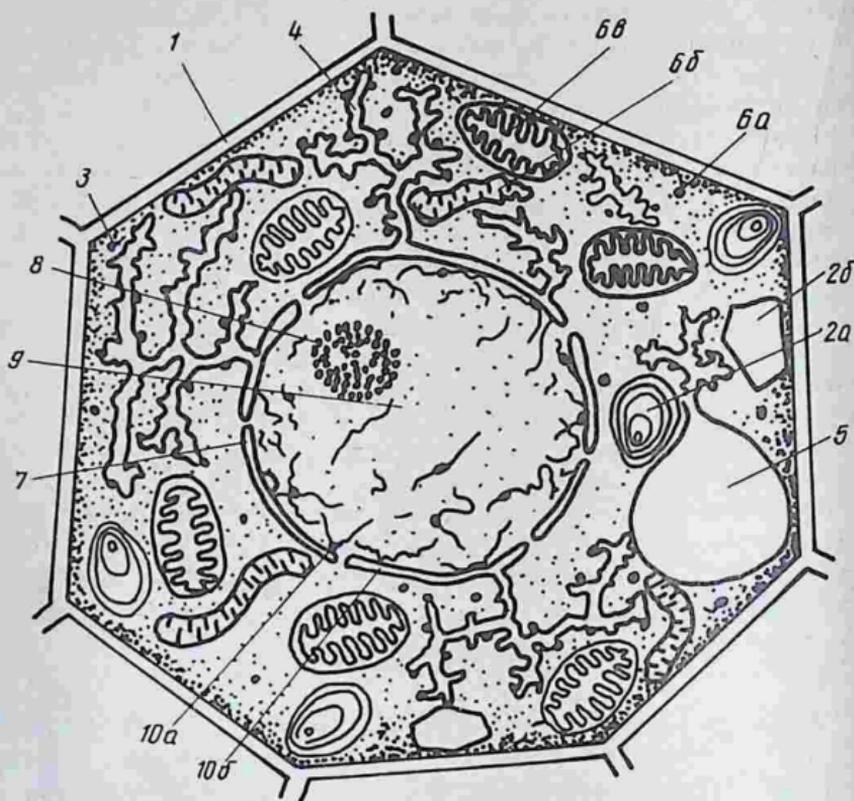


Рис. 1. Схематическое изображение растительной клетки:

1 - клеточная оболочка; включения: 2a - крахмальные зерна; 2б - кристаллы кислот; 3 - плазматическая мембрана; 4 - эндоплазматическая сеть; 5 - вакуоль; органеллы цитоплазмы: 6a - рибосомы, 6б - митохондрии, 6в - пластиды; 7 - ядерная оболочка; 8 - ядрышко; 9 - кариолимфа; хроматин: 10a - хромосомы, 10б - хроматиновые нити.

(рис. 1). Оболочка в основном выполняет механическую роль. Совокупность всех клеточных оболочек несет функцию скелета растения и защищает клетки от внешних воздействий.

Виды организмов, клетки которых содержат обособленные от цитоплазмы ядра с хромосомами, называют эукариотами. Виды, генетический материал которых включен прямо в цитоплазму, — прокариотами. В состав протопласта могут входить запасные отложения (кристаллы белковых веществ, капли жира, крахмальные зерна) или отбросы (кристаллы кислот).

Оболочка растущих клеток является физиологически активной, она содержит ферменты, участвующие в передвижении и усвоении ве-

ществ. У дифференцированных клеток в оболочках имеются поры, через которые проходят тонкие тяжи протопластов, называемые плазмодесмами. Они соединяют протопласты отдельных клеток в единую физиологическую систему.

Протопласт клетки состоит из цитоплазмы (цитопласта) и погруженного в нее ядра, имеющего обычно шаровидную форму. Цитопласт подразделяют на так называемую основную цитоплазму и разного рода органоиды.

Основная цитоплазма не является однородной. Морфологически выделяется ее наружный слой, образующий так называемую плазматическую мембрану, регулирующую поступление веществ в клетку из окружающей ее среды и их обратное выделение. Остальная часть основной цитоплазмы представляет собой более или менее однородное вещество — наружную фазу, в которую как бы погружена так называемая эндоплазматическая сеть (или вакуолярная система). Последняя состоит из тонких каналов и малых резервуаров разнообразной формы, соединенных в одно целое, и представляет собой огромной площади мембрану. На ее поверхности протекают биохимические реакции. При дифференциации растительных клеток отдельные резервуары вакуолярной системы сильно увеличиваются и, сливаясь вместе, образуют большие резервуары, называемые вакуолями. В наружную фазу основной цитоплазмы погружены органоиды: рибосомы, митохондрии, пластиды и другие.

Р и б о с о м ы — очень мелкие частицы, обнаруживаемые в электронный микроскоп. В животных клетках большинство их прикреплено к мембранам вакуолярной системы, в растительных, где площадь мембраны вакуолярной системы сравнительно мала, рибосомы в основном равномерно распределены в наружной фазе основной цитоплазмы. Они играют важную роль в синтезе белков.

М и т о х о н д р и и представляют собой чаще всего палочковидные образования, различимые в световой микроскоп. Они содержат системы окислительных ферментов и являются энергетическими центрами клетки.

П л а с т и д ы имеются только в растительных клетках. Для них характерны наличие пигментов (хлорофилл, каротиноиды) и способность синтезировать запасные вещества (крахмал, жиры, белки). По окраске и выполняемым функциям пластиды делятся на лейкопласты, хромопласты и хлоропласты. Лейкопласты — бесцветные пластиды, участвующие в синтезе крахмала из сахаров. Хромопласты содержат каротиноиды — каротин и ксантофил. Хлоропласты являются белковыми телами, несущими пигменты, преимущественно в виде хлорофилла, с чем связано их участие в первичном синтезе углеводов — фотосинтезе. Все пластиды имеют общее происхождение, и одни разновидности их могут превращаться в другие (пожелтение листьев осенью, позеленение клубней картофеля на свету).

Зеленые, содержащие хлорофилл, пластиды (хлоропласты) имеют большое биологическое значение. Они посредством фотосинтеза западают большое количество солнечной энергии в виде органических соединений. Эта энергия затем используется различными организмами планеты Земля. В митохондриях и пластидях заключена сравнительно небольшая часть наследственной информации клетки. Органоиды способны к самовоспроизведению, размножаются путем деления.

Ядро, как и цитопласт, является сложным образованием (см. рис. 1). Оно отделено от цитопласты двухслойной ядерной оболочкой, которая образует уплощенный резервуар, окутывающий ядро. Этот резервуар фактически является эндоплазматической (вакуолярной) сетью цитопласты. В мембранах ядерной оболочки имеются поры, обнаруживаемые с помощью электронного микроскопа. Через эти поры проходят крупные молекулы. Ядерная оболочка отделяет от цитопласты ядерную плазму (кариоплазму), в которой расположено обычно одно, два или больше шаровидных образований, называемых ядрышками. Состоит ядрышко в основном из белков и рибонуклеиновых кислот (РНК). Предположительно в нем идет синтез рибосомальной РНК.

Кариоплазма состоит из двух компонентов: однородного, слабо окрашивающегося ядерного сока — кариолимфы и сильно окрашивающегося хроматина. Последний на фиксированных и окрашенных ядрах виден в оптический микроскоп как совокупность гранул (хромоцентров) и клубков нитей, соединенных тонкой сетью. Электронно-микроскопические исследования показали, что в основе хроматиновых структур лежат тонкие, не видимые в световой микроскоп, но очень длинные нити, которые способны, закручиваясь в виде спирали, утолщаться и укорачиваться. Неравномерность по степени спирализации тех или иных участков нитей создает видимую в световой микроскоп структуру ядра, находящегося в обычном (интерфазном) состоянии.

Во время деления клетки хроматиновые нити максимально спирализуются, образуя отчетливо видимые в световой микроскоп тельца — хромосомы. В виде хроматина интерфазного ядра хромосомы в деспирализованном состоянии проявляют максимальную активность.

Хромосомам принадлежит ведущая роль в сохранении, передаче из поколения в поколение, воспроизведении и реализации наследственной информации. Поэтому изучению их строения в генетике уделяется большое внимание.

Морфологию хромосом чаще изучают в то время, когда они максимально спирализованы и удобно для наблюдения расположены в экваториальной плоскости клеток (в метафазе). Каждая из таких хромосом состоит из двух одинаковых по форме продольных функциональных единиц, называемых хроматидами. Две хроматиды одной хромосомы имеют одну общую центромеру, связывающую их. Мета-

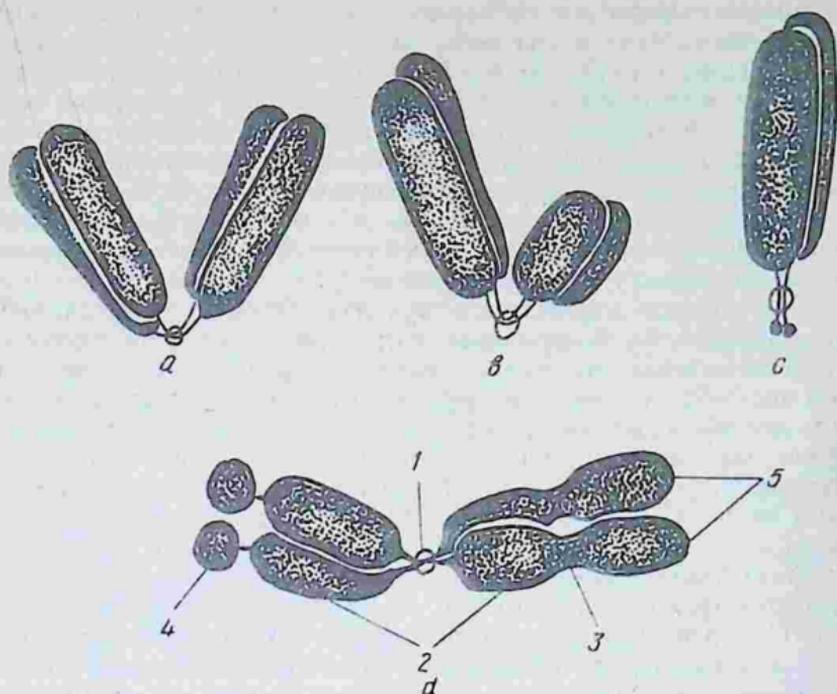


Рис. 2. Морфология хромосом:

a – метацентрическая (равноплечая); *b* – акроцентрическая (неравноплечая); *c* – телоцентрическая (палочковидная); *d* – спутничная (метацентрическая); *1* – центромера (первичная перетяжка), *2* – плечи, *3* – вторичная перетяжка, *4* – спутник, *5* – хроматиды.

Фазные хромосомы имеют четко выраженные морфологические признаки. Чаще каждая хромосома имеет вид толстой нити с характерным изгибом в месте первичной перетяжки, придающим ей V-образную форму (рис. 2). В месте первичной перетяжки расположена так называемая центромера (кинетохор) – место прикрепления тянущих нитей митотического веретена. Части хромосомы, расположенные по обе стороны от центромеры, называются плечами. В зависимости от соотношения длин плеч хромосомы могут быть метацентрическими (равноплечими), акроцентрическими (неравноплечими) и телоцентрическими (палочковидными). Хромосомы могут иметь дополнительную вторичную перетяжку без центромеры. Длинная вторичная перетяжка, как правило, отделяет небольшую часть плеча, которая называется в таких случаях спутником, а сама хромосома – спутничной или ядрышкообразующей (SAT-хромосомой).

Хромосомы по длине спирализованы неравномерно, что выявляют

специальные методы окраски. Менее спирализованные участки окрашиваются слабее, их называют эухроматиновыми, а их хроматин — эухроматином. Более спирализованные и сильнее окрашиваемые участки называют гетерохроматиновыми. Гетерохроматин, постоянно обнаруживаемый в определенных участках хромосомы, называют конститутивным. Гетерохроматин, образующийся в хромосоме только в клетках некоторых тканей и в некоторые периоды жизни клетки, называют факультативным. Дифференциальное окрашивание хромосом позволяет по топографии конститутивного гетерохроматина идентифицировать морфологически трудно различимые хромосомы и их плечи.

Совокупность хромосом клетки, присущую одному виду растений или животных, называют кариотипом, он характеризуется определенным числом хромосом и определенной формой каждой из них. Это особенно отчетливо видно на примере видов, в клетках которых имеется небольшое число хромосом, резко различающихся по форме (дрозофила, гаплопаппус).

У некоторых видов в кариотипе содержатся, кроме основных (*A*-хромосом), так называемые добавочные, или *B*-хромосомы, число которых в клетках даже одной особи может колебаться из-за неравномерного их распределения в процессе деления. В метафазе *B*-хромосомы отличаются от *A*-хромосом морфологически. Добавочные *B*-хромосомы генетически малоактивны, в клетках они не оказывают существенного влияния на признаки организма. Однако, когда *B*-хромосомы накапливаются в клетках в большом количестве, соответствующие особи обычно бывают депрессивными или даже нежизнеспособными. Среди культурных растений *B*-хромосомы встречаются у кукурузы (от 1 до 34) и у ржи (от 1 до 8).

Для большинства клеток семенных растений и у высших животных характерна парность хромосом: каждая морфологически определенная хромосома в соматической клетке представлена дважды. Морфологически тождественные хромосомы называют гомологичными. По генетической структуре гомологичные хромосомы могут отличаться, так как одна из них происходит от материнской, а другая — от отцовской хромосомы.

1. Число хромосом диплоидных наборов некоторых растений

Названия растений	Число хромосом (2n)
Пшеница твердая <i>Triticum durum</i> Desf.	28
Пшеница мягкая <i>Triticum aestivum</i> L.	42
Рожь <i>Secale cereale</i> L.	14 + (1 — 8 B)
Ячмень <i>Hordeum vulgare</i> L.	14
Овес <i>Avena sativa</i> L.	42
Кукуруза <i>Zea mais</i> L.	20 + (1 — 34 B)
Подсолнечник <i>Heliantus annuus</i> L.	34

Название растений	Число хромосом (2n)
Лен <i>Linum usitatissimum</i> L.	30
Рапс <i>Brassica napus</i> L.	38
Горох <i>Pisum sativum</i> L.	14
Картофель <i>Solanum tuberosum</i> L.	48
Свекла <i>Beta vulgaris</i> L.	18
Конопля <i>Cannabis sativa</i> L.	20
Клевер <i>Trifolium sativum</i> Crome	14
Люцерна <i>Medicago sativa</i> L.	16,32
Табак <i>Nicotiana tabacum</i> L.	48
Скерда <i>Crepis pulchra</i> L.	6
Гаглопаннус <i>Harporappus</i> L.	4
Водяная лилия <i>Nymphaea alba</i> L.	224

Набор хромосом, присущий соматическим клеткам (кариотипу), является диплоидным и обозначается символом $2n$. Графическое изображение кариотипа называют идиограммой. Кариотипу присущи определенные величина, форма и число хромосом (табл. 1).

Одинарный набор хромосом называют гаплоидным и обозначают символом n . Он характерен для половых клеток.

Митоз как цитологическая основа бесполого размножения

При бесполом, или вегетативном, размножении новые организмы возникают из одной или группы клеток. В основе такого размножения лежит способ деления клетки, называемый митозом; при этом из одной материнской клетки возникают две новые, генетически сходные между собой и с материнской клеткой.

Митоз — это такой способ деления клетки, при котором происходит равное распределение генетического материала по дочерним клеткам. Период от конца предыдущего деления до конца последующего называют митотическим циклом, процесс деления ядра в митозе — каркинезом, а деление цитоплазмы — цитокинезом.

Митотический цикл условно состоит из ряда последовательных фаз: 1) интерфазы, 2) профазы, 3) метафазы, 4) анафазы, 5) телофазы, 6) цитокинеза.

По активности биохимических процессов интерфаза делится на g_1 -период — пресинтетический, S -период синтеза и g_2 -период — постсинтетический (рис. 4). В интерфазе клетка растет до присущих ей размеров, синтезируя свойственные ей конститутивные вещества и продукты, выделяемые или запасаемые клеткой. Обычно масса живого вещества

клетки, в том числе хромосом, удваивается, что подтверждается морфологически. Хромосома в g_2 -период состоит из двух хроматид. Хромосомы в интерфазе деспирализованы и толщина их столь мала, что в световой микроскоп они не видны, удается видеть лишь гранулы хроматина в узлах их скручивания. Электронный микроскоп позволяет обнаруживать хромосомы и в интерфазе в неделящемся ядре. В g_2 -периоде

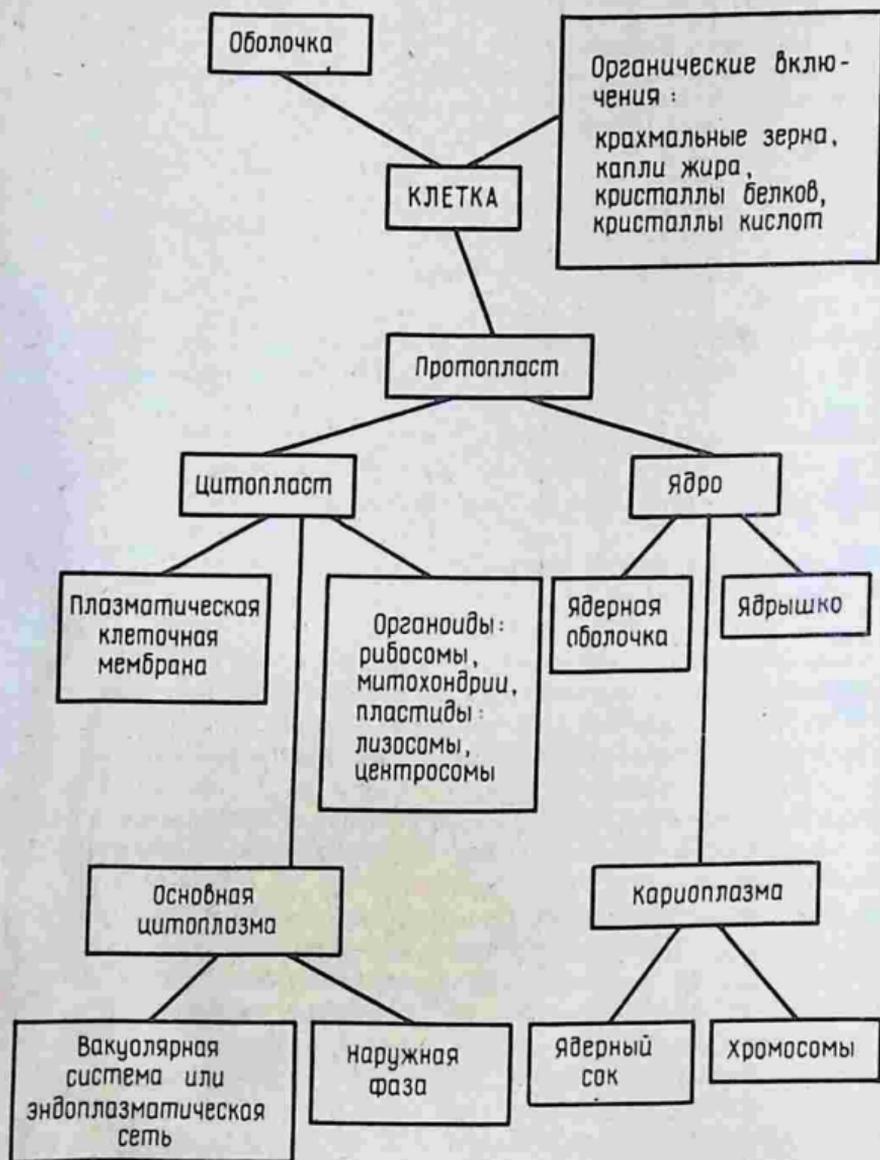
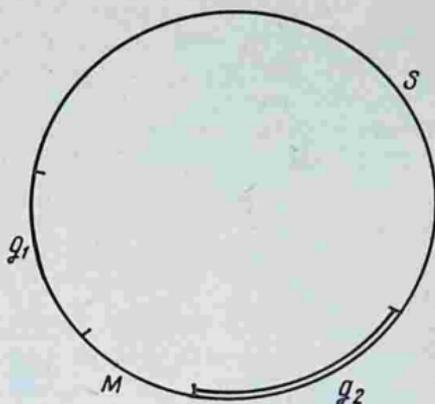


Рис. 3. Схема соотношения разных структурных элементов растительной клетки.

Рис. 4. Схема митотического цикла:

g_1 — пресинтетический период (постмитоз) интерфазы; S — синтетический период (период активного удвоения генетического материала клетки) интерфазы; g_2 — постсинтетический период (подготовка клетки к делению) интерфазы; M — митоз.



риод они состоят из двух нитей хроматид, диаметр каждой из которых равен 0,01 мкм.

В профазе происходит спирализация хромосом и постепенное их оформление как видимых в световой микроскоп телец определенной формы (рис. 5).

В конце профазы спирализация хромосом достигает максимума. Начинается фрагментация ядерной оболочки и ядрышка. Цитоплазма и карнолимфа смешиваются, образуя миксоплазму. Из материала миксоплазмы образуется так называемое ахроматиновое веретено, окончательное формирование которого означает вступление клетки в следующую фазу — метафазу.

В метафазе в клетке образуется митотический аппарат, существенной частью которого является ахроматиновое веретено, состоящее из нитей, расходящихся пучками от полюсов. Различают опорные и тянущие нити, прикрепленные к центромерам. Ориентируются центромеры метафазных хромосом точно в экваториальной плоскости веретена. Хромосомы на этой стадии (хотя плечи их сильно отклоняются от экватора) располагаются наиболее упорядоченно и поэтому удобны для исследования. По отношению друг к другу они здесь ориентированы случайно.

В конце метафазы — начале анафазы происходит деление центромер, и каждая из двух хроматид любой хромосомы дает начало сестринской хромосоме. Они в течение анафазы расходятся к противоположным полюсам веретена. Сестринские хромосомы движутся к полюсам благодаря сокращению тянущих нитей веретена, прикрепленных к центромерам.

В анафазе движущиеся к полюсам двуплечие хромосомы приобретают V-образную форму, на вершине которой находится центромера.

В телофазе сестринские хромосомы, достигнув полюса, деспирализуются, осуществляется реконструкция ядра. Близ деспирализую-

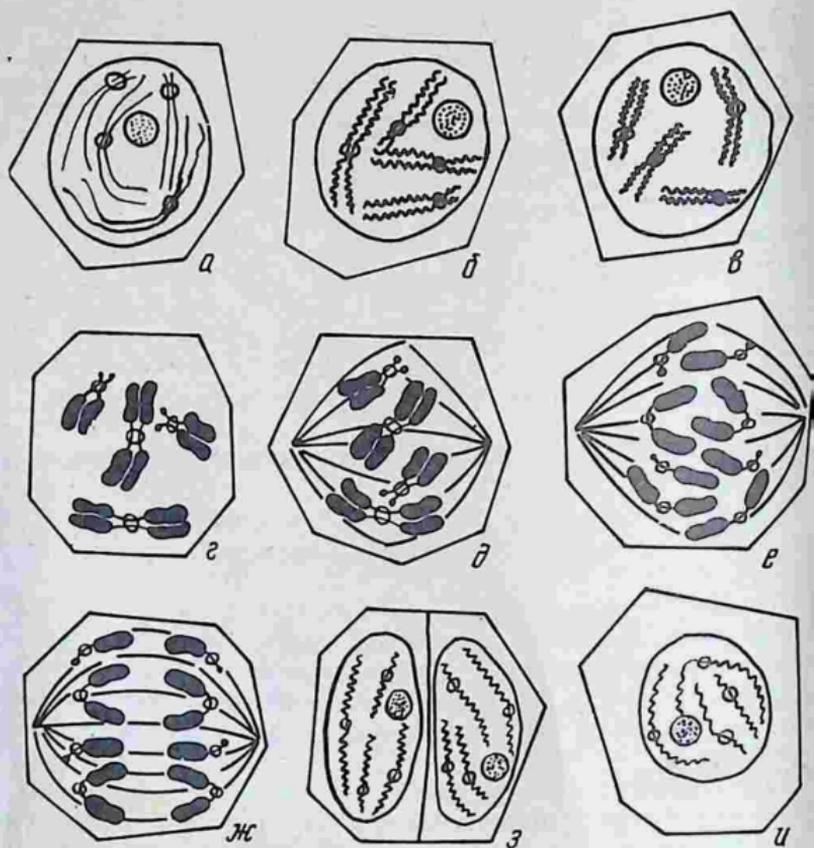


Рис. 5. Схема митоза ($2n = 4$):

a – интерфаза; *б, в* – профаза; *г, д* – метафаза (*г* – вид с полюса, *д* – вид с экватора); *е, ж* – анафаза; *з* – телофаза с цитокинезом; *и* – интерфаза в период S_1 . Кривыми линиями изображены деспирализованные хроматиды. Волнистая линия обозначает частичную спирализацию, а сплошная штриховка – максимальную спирализацию хромосом. Нити веретёна сходятся у обоих полюсов. В телофазе показано деление цитоплазмы клеточной перегородкой в плоскости экватора (цитокинез).

ших хромосом обособливается кариолимфа, формируется ядерная оболочка, появляется ядрышко. Так завершается кариокинез. Во время телофазы в экваториальной плоскости формируется новая клеточная перегородка и осуществляется цитокинез. Вместо одной клетки образуются две дочерние.

Вновь образовавшиеся клетки вступают в интерфазу.

Судьба каждой рожденной митозом клетки зависит от условий окружающей ее среды, складывающихся в ходе индивидуального раз-

вития организма. Клетка или вступит на путь специализации, потеряв способность к размножению, или останется эмбриональной. В последнем случае она по достижении определенного размера вступит в профазу, начнется следующий цикл митоза. В точках роста стебля и корня, в камбиальных тканях и интеркалярных меристемах митотические циклы следуют беспрерывно один за другим.

Мейоз как одна из цитологических основ полового размножения

При половом размножении дочерний организм возникает, как правило, на основе слияния двух гамет — мужской и женской половых клеток. В результате слияния мужской и женской гамет образуется зигота. Из зиготы формируется организм следующего поколения. В ядро зиготы попадают хромосомы обеих половых клеток, вследствие чего число хромосом удваивается. Это однако не приводит к прогрессивному увеличению числа хромосом из поколения в поколение, так как при образовании половых клеток происходит редукция (уменьшение вдвое) числа хромосом путем двух своеобразных делений, называемых мейозом.

Мейоз — это совокупность двух последовательных делений клетки, при которых ядро делится дважды, а хромосомы один раз, в результате чего осуществляется редукция их числа и возникают генотипически неравноценные клетки. В мейоз вступает интерфазная соматическая, обычно диплоидная клетка, отличающаяся сравнительно большой величиной (рис. 6).

Профаза первого деления (профаза I) существенно отличается от профазы митоза. Из-за длительности, сложности и большой важности протекающих процессов цитологи делят ее на пять стадий: лептонему, зигоному, пахинему, диплоному и диакинез.

В лептонеме ядро увеличивается, хромосомы деспирализованы, каждая из них состоит из двух хроматид. В самом начале зигономы еще не сильно спирализованные гомологичные хромосомы сближаются аналогичными участками и вступают в тесный контакт друг с другом по всей длине. Это явление, отличающее первое деление мейоза от митоза, называют конъюгацией. Комплекс, состоящий из двух конъюгирующих хромосом, называют бивалентом, а каждую отдельную хромосому — унивалентом.

Так как каждая хромосома состоит из двух хроматид, объединенных одной центромерой, то биваленты содержат по четыре хроматиды. Хроматиды, входящие в состав одной хромосомы бивалента, называют сестринскими, а принадлежащие разным хромосомам — несестринскими. В зигономе и пахинеме профазы I все четыре хроматиды бивалента находятся в очень тесном контакте друг с другом по всей длине. Во

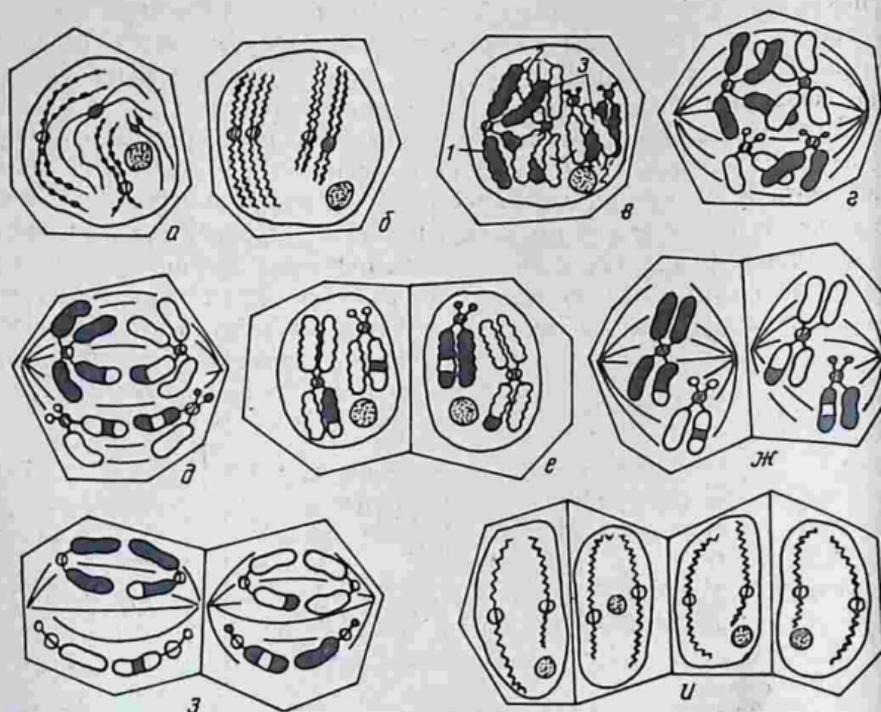


Рис. 6. Схема мейоза ($n=2$):

a – интерфаза; разные по происхождению гомологичные хромосомы условно изображены сплошной или пунктирной линиями; *б* – ранняя профазы I, стадии зигонемы; *в* – поздняя профазы I (первого деления) – диакинез (гомологичные хромосомы затушеваны по-разному, видны два бивалента: 1 – конъюгирующая хромосома, 2 – хроматиды, 3 – хиазмы); *г* – метафаза I (вид с экватора); *д* – анафаза I (благодаря разной условной окраске несестринских хроматид виден результат кроссинговера); *е* – интеркинез, частичная дестирализация хромосом условно отмечена тем, что они изображены волнистыми (телофаза I и профазы II не изображены); в результате первого деления мейоза благодаря кроссинговеру образовались гаплоидные рекомбинантные клетки; *ж* – метафаза II; *з* – анафаза II; *и* – телофаза II.

время диплономы хроматиды конъюгирующих хромосом начинают расходиться.

На этой стадии профазы I несестринские хроматиды могут обмениваться гомологичными участками. Такой обмен называют кроссинговером, или перекрестом. Он играет важную генетическую роль, его частота в определенных участках соответствующей пары гомологичных хромосом есть величина более или менее постоянная.

На следующей стадии профазы I (в диакинезе), когда хромосомные нити оказываются уже значительно спирализованными, центромеры гомологичных хромосом начинают отталкиваться друг от друга. Это

однако, не приводит к быстрому расхождению хромосом, так как несестринские хроматиды в некоторых местах оказываются соединенными. Точки соединения (перекреста) несестринских хроматид называют хиазмами. Они являются следствием кроссинговера.

Продолжающийся процесс отталкивания центромер и расхождения хромосом приводит к постепенному "сползанию" хиазм к концам бивалента и к уменьшению их числа. Этот процесс называют терминализацией хиазм. К концу профазы I число хиазм на бивалент уменьшается до одной (у палочковидных акроцентрических хромосом) или двух (у мета- и субметацентрических), расположенных на концах бивалентов. В диакинезе максимально спирализованные биваленты, имеющие по 1–2 хиазмы, обычно располагаются по периферии ядра и бывают удобными для исследования. В конце профазы I оболочка ядра разрушается.

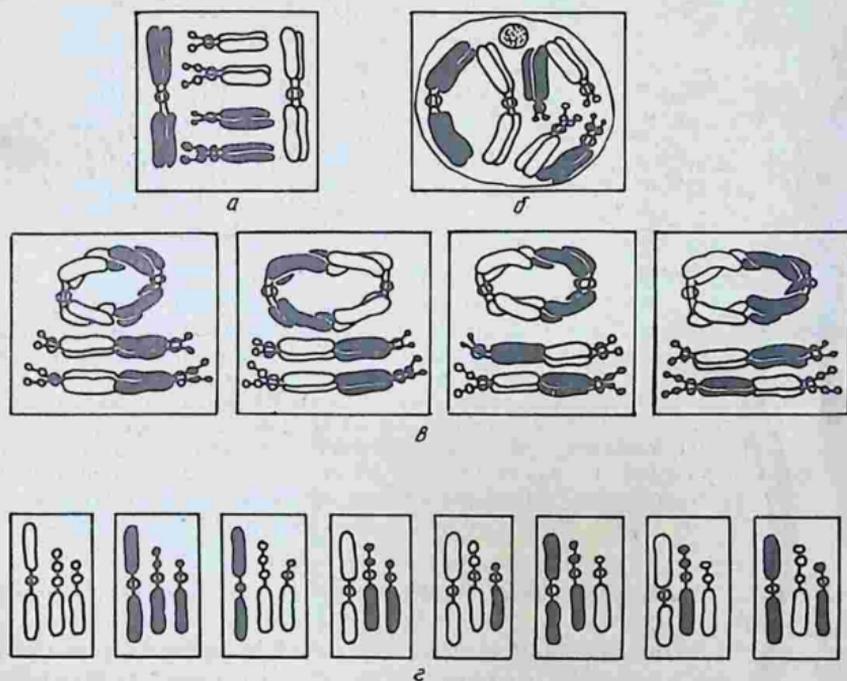


Рис. 7. Схема образования генотипически разнообразных гаплоидных клеток в результате первого деления мейоза на пример $2n = 6$:

а – кариотип клетки, вступающей в мейоз; *б* – диакинез; *в* – возможные случаи ориентации унивалентов по отношению к полюсам в метафазе I; *з* – генотипическое разнообразие гаплоидных клеток, образовавшихся вследствие первого деления мейоза (исключая кроссинговер).

Метафаза первого деления мейоза (метафаза I) характеризуется образованием митотического аппарата. Ее особенностью является то, что на экваторе веретена располагаются не обычные хромосомы, а биваленты. При этом одна из центромер бивалента перемещается к одному полюсу, а другая — к противоположному, поэтому в метафазе I мейоза в отличие от метафазы митоза в экваториальной плоскости локализуются не центромеры, а хиазмы.

В анафазе I последние хиазмы разрываются и к полюсам отходят не однохроматидные, а двуххроматидные хромосомы, в результате каждого полюса будет гаплоидный набор двуххроматидных хромосом. Расхождение к полюсам носит случайный характер. Так, к одному полюсу может отойти одно число хромосом отцовского происхождения, к другому — другое (рис. 7).

Телофаза I мейоза отличается тем, что деспирализация хромосом не доходит до конца. В связи с этим вслед за телофазой I следует митоз и интерфаза, а особая фаза, именуемая интеркинезом. В интеркинезе клетка не осуществляет удвоения хромосом, так как каждая из них уже состоит из двух хроматид и готова к делению.

Вслед за интеркинезом наступает второе деление мейоза. В профазе II снова происходит спирализация хромосом. Второе деление мейоза протекает по типу митоза. Однако, если в профазе I имеет место кроссинговер, в результате второго деления мейоза могут образоваться четыре генотипически неравноценные клетки. Из-за кроссинговера сестринские хроматиды становятся генотипически неравнозначными. В анафазе II такая хромосома после разделения центромеры дает генотипически разные сестринские хромосомы, которые, разойдясь в дочерние клетки, обусловят их генотипическую неравноценность.

Мейоз является важнейшим этапом полового размножения.

Спорогенез и гаметогенез у покрытосеменных растений

Для осуществления полового размножения на определенном этапе индивидуального развития растения на точке роста стебля закладываются бугорки меристематических клеток, из которых формируются цветки. Цветковый бугорок, в свою очередь, дифференцируется в ряд бугорков, из которых развиваются органы цветка, в том числе тычинки и пестики — мужские и женские органы размножения, которые тоже дифференцируются. Тычинки образуют пыльники, а в пестике формируются одна или несколько семязпочек.

Микроспорогенез. В молодом пыльнике в самом начале его формирования клетки, лежащие в субэпидермальном (втором) слое, отличаются от соседних большим содержанием РНК и увеличенным ядром, что указывает на активацию в них синтеза белков. Вскоре эти клетки значительно увеличиваются в размерах. Располагаются они обычно

четырьмя тяжами. Соответствующую ткань называют первичной археспориальной, или просто первичным археспорием. Клетки, составляющие эту ткань, называют первичными археспориальными. Они делятся митотически с заложением клеточной перегородки параллельно поверхности пыльника. Наружные (кроющие или парietальные) клетки после нескольких митотических делений формируют стенки пыльника. Внутренние, вторичные, археспориальные клетки размножаются путем митоза, еще больше увеличиваются в размерах, образуя так называемые микроспорангии. Клетки, составляющие микроспорангии, называют материнскими клетками микроспор. Каждая из них претерпевает мейоз и дает 4 гаплоидные клетки, называемые микроспорами. Процесс образования этих спор называют микроспорогенезом (рис. 8).

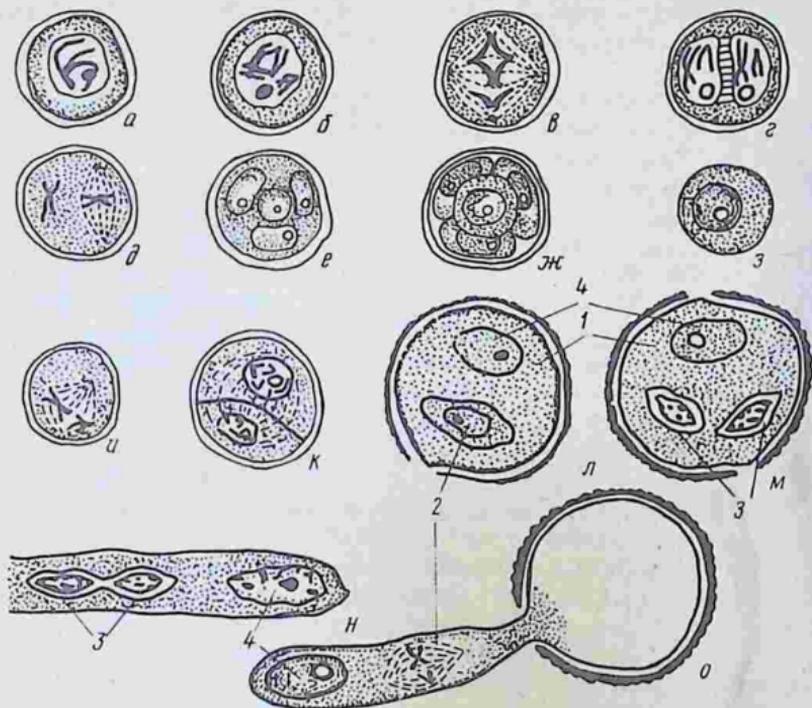


Рис. 8. Схема микро스포- и микрогаметогенеза:

a – материнская клетка микроспор; *б* – профазы I; *в* – метафаза I; *г* – интеркинез; *д* – метафаза II; *е* – телофаза II; *ж* – тетрада микроспор; *з* – микроспора; *и* – первый митоз микроспоры; *к* – поздняя телофаза первого деления микроспоры; *л* – двухклеточное пыльцевое зерно; *м* – трехклеточное (зрелое) пыльцевое зерно; *н* – конец пыльцевой трубки; *о* – прорастание двухклеточного пыльцевого зерна и митоз генеративной клетки в пыльцевой трубке; гаметогенез: *1* – вегетативная клетка, *2* – генеративная клетка, *3* – мужские гаметы, *4* – ядро вегетативной клетки.

Вначале микроспоры, располагаясь внутри оболочки материнской клетки, образуют так называемые тетрады. Потом они распадаются на отдельные споры, каждая из которых после деления ядра превращается в мужской гаметофит (пыльцевое зерно).

Микрогаметогенез. Микроспора увеличивается в размерах, делится митотически на 2 неравные клетки. Большая клетка — вегетативная, малая — генеративная. Последняя вскоре погружается в плазму вегетативной клетки. У многих растений зрелые пыльцевые зерна бывают двухклеточными. У других растений генеративная клетка делится, образуя 2 спермия (мужские гаметы). Пыльцевое зерно имеет две оболочки: наружную, сравнительно толстую, часто с характерными для вида выростами — экзину, и тонкую, эластичную внутреннюю — интину. В экзине имеются поры, через одну из которых пыльцевое зерно прорастает; попадая на рыльце, образует пыльцевую трубку, достигающую семязачки.

В конце пыльцевой трубки находится протопласт вегетативной клетки с погруженными в него спермиями. У растений с двухклеточной пыльцой генеративная клетка делится и образует два спермия во время роста пыльцевой трубки по столбику.

Макроспорогенез. Молодая семязачка представляет собой бугорок диплоидных меристематических клеток. У основания такого бугорка закладывается один или два валика, которые, разрастаясь, смыкаются на вершине и образуют покровы семязачки (интегументы). Центральную часть семязачки, находящуюся под покровами, называют нуцеллусом — ядром семязачки. Смыкаясь над вершиной нуцеллуса, покровы образуют тонкий канал, называемый микропиле — пыльцевходом.

Во время начала дифференциации семязачки на нуцеллус и интегументы обычно одна из клеток, расположенная в субэпидермальном слое на вершине (в апикальном конце) нуцеллуса, становится первичной археспориальной, в ней активизируются синтетические процессы, она увеличивает свои размеры. Развитие археспория в семязачках протекает примерно так же, как и в пыльниках. Первичная археспориальная клетка, делясь, образует клетки — кроющую и вторичную археспориальную, которая становится материнской (макроспорой); она претерпевает мейоз и образует 4 гаплоидные клетки, называемые в отличие от микроспор макроспорами, или мегаспорами (рис. 9).

У высших покрытосеменных растений материнской клеткой макроспор часто становится первичная археспориальная клетка. Процесс образования макроспор называют макроспорогенезом.

Макроспоры располагаются в нуцеллусе чаще всего в линейном порядке. Три апикальные макроспоры подвергаются деструкции, а базальная становится функциональной и путем деления ядра превращается в женский гаметофит, называемый у покрытосеменных растений зародышевым мешком.



Рис. 9. Схема макроспоро- и макрогамето-
генеза:

а – материнская клетка макроспор; *б* – профаза I; *в* – метафаза I; *г* – интеркинез; *д* – метафаза II; *е* – четыре макроспоры; *ж* – прорастание одной макроспоры и декструкция трех остальных; *з* – двухъядерный зародышевый мешок; *и* – четырехъядерный зародышевый мешок; *к* – восьмиядерный зародышевый мешок; *л* – зрелый зародышевый мешок: 1 – женская гамета (яйцеклетка); 2 – центральная клетка; 3 – синергиды, 4 – антиподы.

Макрогаметогенез. Процесс формирования женского гаметофита называют макрогаметогенезом (мегагаметогенезом). Ядро макроспоры митотически делится 3 раза, причем кариокинез здесь не сопровождается цитокинезом, в результате возникает одна большая восьмиядерная клетка (восьмиядерный ценоцит). По завершении последнего деления ядра в развивающемся зародышевом мешке располагаются следующим образом: 3 – в апикальной (микروпиллярной) части, 3 – в базальной и 2 – в центре. Вскоре осуществляется цитокинез с образованием семи клеток.

В апикальной части зародышевого мешка формируется так называемый яйцевой аппарат, состоящий из трех клеток. Одна из них, обыч-

но грушевидная с ядром, смещенным к базальной части зародышевого мешка, становится яйцеклеткой — женской гаметой. У двух других клеток ядра несколько смещены в сторону микропиле. Называют эти клетки синергидами. В центре зародышевого мешка располагаются два ядра центральной клетки. Ее ядра называют полярными, они отличаются обычно сравнительно большими размерами. У многих растений к моменту созревания зародышевого мешка полярные ядра сливаются образуя одно вторичное ядро. В базальной части зародышевого мешка формируются 3 клетки, называемые антиподами. У многих растений к моменту созревания зародышевого мешка антиподы подвергаются деструкции, у других продолжают делиться, и их количество достигает 16—32 (пшеница).

Оплодотворение у покрытосеменных растений

Оплодотворением принято считать побуждение зиготы к развитию в результате слияния ядер мужской и женской гамет. В акте оплодотворения два гаплоидных пронуклеуса сливаются в одно ядро.

После попадания пыльцевого зерна на рыльце и его прорастания пыльцевая трубка по специальной ткани или по каналу, заполненному особым веществом, проникает через столбик в полость завязи. Потом обычно через микропиле она проникает в зародышевый мешок и изливает свое содержимое в одну из синергид. Часть вещества пыльцевой трубки вместе с парой спермиев вклинивается между яйцеклеткой и центральной клеткой. Один из спермиев вступает в контакт с яйцеклеткой и сливается с ней. Другой спермий сливается с центральной клеткой. Процесс слияния половых клеток обозначается термином "сингамия". Термин "кариогамия" служит для обозначения объединения ядер половых клеток — оплодотворения (рис. 10).

Вегетативное ядро пыльцевой трубки обычно задерживается около ядра синергиды, и эти два ядра сравнительно быстро подвергаются деструкции. Синергиды после оплодотворения тоже постепенно разрушаются.

После оплодотворения из яйцеклетки и спермия образуется новая диплоидная клетка — зигота, из которой развивается зародыш нового спорофита — организма следующего поколения. В результате слияния второго спермия с центральной клеткой образуется первичная клетка эндосперма. Последняя является триплоидной, так как ее ядро образуется при слиянии гаплоидного мужского ядра с диплоидным вторичным ядром или с двумя гаплоидными полярными ядрами. Из первичной клетки эндосперма образуется триплоидная ткань, называемая эндоспермом, служащая для питания зародыша.

Процесс оплодотворения яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка специфичен для покрытосеменных растений и обозначается термином двойное оплодотворение.

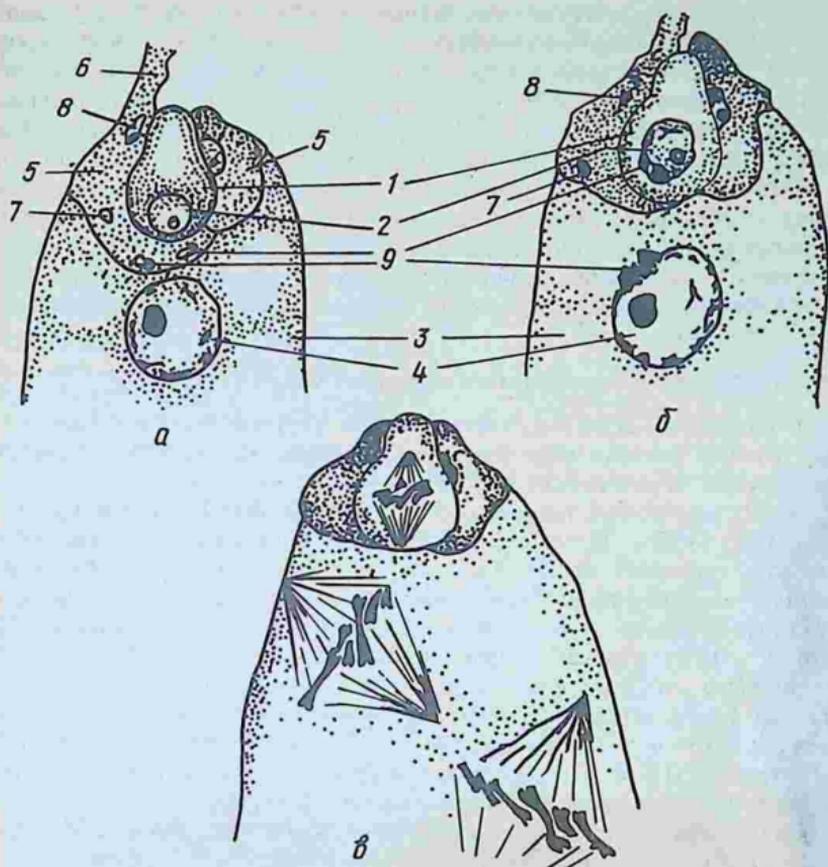


Рис. 10. Схема оплодотворения:

а – излияние пыльцевой трубки в зародышевой мешок; *б* – двойное оплодотворение; *в* – первый митоз зиготы и митозы в эндосперме. Зигота имеет $2n = 4$, а эндосперм – триплоидный ($3n = 6$): 1 – яйцеклетка; 2 – ядро яйцеклетки; 3 – центральная клетка; 4 – ядро центральной клетки; 5 – синергиды, 6 – пыльцевая трубка; 7 – вегетативное ядро; 8 – ядро разрушающейся синергиды, в которую проникла пыльцевая трубка; 9 – мужские половые ядра.

Таким образом, у покрытосеменных растений рядом с диплоидным зародышем развивается его так называемый триплоидный близнец – эндосперм. У многих растений (горох, соя, подсолнечник и др. двудольные) к моменту созревания семени эндосперм полностью потребляется растущим зародышем, у других (пшеница, ячмень, овес и другие злаки) – занимает более или менее значительную часть объема зрелого семени. Если семя произошло от опыления пыльцой другого рас-

тения, имеющего отличные от первого признаки эндосперма, то последний в ряде случаев может нести признаки опылителя. Это явление называют ксенийностью. Например, при опылении белозерного сорта кукурузы желтозерным могут возникнуть початки с желтыми или светлыми желтыми зерновками (окраска зерновки кукурузы в этом случае определяется окраской эндосперма).

У многих растений мужские гаметы в момент сингамии представлены не клетками, а голыми ядрами, так как цитоплазма спермоцитов расходуется во время обменных процессов, происходящих при их сокращении. У других растений цитоплазмы у спермоцитов мало, и она вероятнее всего, не принимает участия в сингамии. Имеются данные, что в женских половых клетки входят только мужские ядра, а цитоплазма мужских клеток остается в пыльцевых трубках.

На рыльца обычно попадает большое количество генотипически разных пыльцевых зерен, и ведут они себя по-разному. Пыльцевые зерна других видов, например, или не прорастают, или пыльцевые трубки, возникшие от них, растут очень медленно и неправильно. Примерно так же ведут себя пыльцевые трубки при самоопылении перекрестников. Это способствует поддержанию барьеров между разными биологическими видами и препятствует возникновению ослабленного потомства от самоопыления перекрестников.

Генотипически разные пыльцевые зерна того же вида, что и опыляемое растение, дают обычно пыльцевые трубки, растущие одинаково успешно. Та или иная пыльцевая трубка, как правило, случайно достигает семязпочки раньше других, и в зародышевый мешок для осуществления двойного оплодотворения проникает только одна пыльцевая трубка. Это объясняется тем, что после вставания в микропиле первой пыльцевой трубки соответствующая семязпочка благодаря установлению физиологической блокады становится недоступной для других пыльцевых трубок. Такой физиологический механизм обеспечивает моноспермную кариогамии (слияние ядра яйцеклетки с одним ядром спермия) и диплоидность зародыша.

Иногда мужские гаметофиты обладают генотипически разной скоростью роста пыльцевых трубок. При попадании на рыльце мужских гаметофитов, различающихся по этому признаку, происходит конкуренция пыльцевых трубок, в ходе которой генотипически быстрорастущие пыльцевые трубки имеют больше шансов осуществить оплодотворение яйцеклетки. Такое явление называют селективным (избирательным оплодотворением).

После осуществления двойного оплодотворения физиологическая блокада семязпочки снимается, и в ее зародышевый мешок могут проникнуть добавочные пыльцевые трубки и, следовательно, добавочные спермии, которые не могут попасть в уже оплодотворенную яйцеклетку и разрушаются. Имеются данные о благоприятном влиянии добавочных

пыльцевых трубок на развитие семени. Лишь в очень редких случаях в зародышевый мешок одновременно врастают две пыльцевые трубки, с ядром яйцеклетки сливается два ядра спермия и, следовательно, осуществляется полиспермная (диспермная) кариогамия, возникает триплоидный зародыш. Триплоидные организмы бывают бесплодными и, как правило, не принимают участия в формировании следующих поколений.

При одновременном проникновении в один зародышевый мешок двух пыльцевых трубок яйцеклетка и центральная клетка могут быть оплодотворены спермиями разных трубок. Такое явление называют гетероспермным оплодотворением. Если эти пыльцевые трубки содержат разные гены, специфически проявляющиеся в признаках зародыша и эндосперма, то гетероспермное оплодотворение может обнаруживаться у развивающегося плода, например в зернах кукурузы.

Генетическая сущность полового процесса

Сущность полового процесса заключается в том, что благодаря ему осуществляется возможность обмена наследственной информацией между особями и в типичном случае происходит чередование гапло- и диплофаз, осуществляются мейоз и оплодотворение. Обеспечиваются материальная непрерывность между поколениями, следующими друг за другом, и объединение в одном индивидууме признаков и свойств материнского и отцовского организмов. Посредством рекомбинации родительских хромосом и отбора любые полезные наследственные признаки и свойства, возникшие случайно у одной особи, через несколько поколений становятся достоянием популяции и, в конце концов, всего вида. Рекомбинации сами приводят к возникновению новых состояний признаков и, следовательно, дают материал для отбора.

По существу, половой процесс представляет собой единство двух явлений: мейоза и оплодотворения. Ни мейоз, ни оплодотворение в отдельности не могут обеспечить осуществление рекомбинаций. Действительно, для того чтобы в результате мейоза возникли генотипически неоднородные споры, гомологичные хромосомы спорофита должны быть генотипически неравноценными. Последнее достигается только путем слияния генотипически разных половых клеток во время оплодотворения.

Для того чтобы регулярно, из поколения в поколение, происходило оплодотворение — объединение хромосомных наборов половых клеток, — необходимо также регулярно осуществлять редукцию числа хромосом. Последняя достигается только в результате мейоза. Поэтому значение мейоза и оплодотворения можно понять только при их совместном рассмотрении.

Регулярное и последовательное осуществление смены диплоидно-

го и гаплоидного поколений клеток называют чередованием ядерных фаз. Диплоидное поколение клеток образует спорофит, является диплофазой, гаплоидное — гаметофит и называют его гапloffазой.

Половое размножение возникло в процессе исторического развития органического мира, оно предоставляет организмам такое преимущество, как возможность рекомбинаций. Однако у самоопыляющихся растений часто сливаются генотипически тождественные половые клетки. Гомологичные хромосомы такой зиготы и развивающегося из нее спорофита могут быть генотипически идентичными. В таком случае при мейозе возможна только редукция числа хромосом, если он не сопровождается неравным кроссинговером и другими генетическими явлениями, а половое размножение, по существу, не отличается от бесполого. Для самооплодотворяющихся организмов такое размножение является нормой. Однако половой процесс обеспечивает нарушение нормы, что играет огромную роль в эволюции таких организмов.

Апомиксис

Размножение растений путем слияния ядер половых клеток (кариогамия) в ядро зиготы называют амфимиксисом, размножение с помощью половых органов цветков и путем образования семян без кариогамии — апомиксисом. Известно несколько разных типов апомиксиса.

Нуцеллярная и интегументальная эмбриония. При этом типе зародыши развиваются из клеток нуцеллуса или покровов семязпочки, то есть из диплоидных соматических клеток. Следовательно, этот способ размножения, по существу, ничем не отличается от вегетативного. Он свойствен некоторым видам, например, цитрусовых. Случайно проявляется и у других видов, но крайне редко.

Партеногенез. Этим термином обозначают образование зародыша не из зиготы, а непосредственно из гаметы с исключением кариогамии. Различают женский партеногенез, или гиногенез, когда зародыш формируется из женской гаметы, и мужской партеногенез (андрогенез), когда зародыш развивается из ядра мужской гаметы, попавшей в цитоплазму женской гаметы с жизнеспособным ядром.

Женский партеногенез может быть диплоидным (нередуцированным) или гаплоидным (редуцированным). Первый обычно встречается у форм растений, у которых мейоз в семязпочках заменен или митозом, или реституционным делением. В ходе последнего профазы и метафазы протекают так же, как и при первом делении мейоза, но в анафазе хромосомы (униваленты) не расходятся к полюсам, а в телофазе образуется одно диплоидное (реституционное) ядро. Такие явления приводят к возникновению нередуцированных (диплоидных) гамет. Нередуцированные яйцеклетки могут возникнуть и на базе нор-

мального гаплоидного гаметофита путем эндомитоза. В ряде случаев нередуцированные яйцеклетки приступают к делениям и дают зародыши только под воздействием опыления и растущих пыльцевых трубок. Но кариогамия при этом не осуществляется. Такое явление называют псевдогамией (виды лапчатки — *Potentilla*, малины — *Rubus*, крыжовника — *Grossularia*, мятликовых — *Poa*).

В других случаях диплоидный партеногенез имеет место без стимуляции его псевдогамией (одуванчик — *Tagetes*, скерда — *Crepis*, ястребинка — *Hieracium*). Случайно диплоидный партеногенез происходит, вероятно, почти у всех видов растений, но очень редко. Отдельные формы растений обладают склонностью к диплоидному партеногенезу, и он встречается у них несколько чаще (виды малины — *Rubus*, крыжовника — *Grossularia*, смородины — *Ribes*, скерда — *Crepis*). Некой склонностью к образованию нередуцированных яйцеклеток обладают межвидовые гибриды.

Что касается женского гаплоидного партеногенеза, то он осуществляется у растений только случайно и крайне редко. Предполагают, что иногда гаплоидный партеногенез стимулируется, когда в зародышевый мешок проникает пыльцевая трубка, один из спермиев которой оказывается нежизнеспособным; тогда единственный спермий может оплодотворить только одну из женских клеток: или центральную, или яйцеклетку. Если произойдет оплодотворение только центральной клетки зародышевого мешка, то начнется формирование эндосперма. Пыльцевая трубка, проникшая в зародышевый мешок, и развивающийся эндосперм стимулируют неоплодотворенную яйцеклетку к делениям. Возникает семя с гаплоидным зародышем.

Андрогенез пока обнаружен у растений лишь гаплоидный. Но не исключена возможность проникновения в яйцеклетку с нежизнеспособным ядром одновременно двух мужских ядер с последующим их слиянием и образованием, как это случается у животных, диплоидного андрогенного зародыша.

Необходимо рассмотреть еще один тип апомиксиса — апогаметию (апогамию). Это случаи возникновения зародышей не из яйцеклетки, а из других клеток зародышевого мешка: синергид, или антипод. Апогаметия, как и партеногенез, может быть редуцированной, если зародыши возникают в гаплоидном гаметофите, или нередуцированной, на базе диплоидного гаметофита. Апогаметия может быть связанной с псевдогамией или несвязанной.

Генетический эффект разных типов апомиксиса различен. Диплоидные партеногенез и апогаметия, не связанные с мейозом, как нуцеллярная и интегументальная эмбриония, по генетической сущности не отличаются от бесполого размножения. Эти способы размножения представляют интерес для селекции. Если бы генетики нашли способы постоянного размножения растений по типу апомиксиса, то селекционерам

представилась бы возможность воспроизводить в поколениях гибридные хозяйственно ценные формы растений, размножаемые семенами. Пока используются только способы вегетативного размножения некоторых растений (плодово-ягодные культуры).

Возникающие при гаплоидном гиногенезе и апогамии гаплоидные растения отличаются низкой жизнеспособностью и высокой степенью бесплодия. В генетике их используют для изучения действия дозы генетического материала, для точных исследований внешнего (фенотипического) проявления генотипических изменений хромосом и для других целей. При удвоении числа хромосом у гаплоидов возникают диплоидные организмы, у которых каждая хромосома является точной копией своего гомолога. Такие организмы называют гомозиготными. Для создания гетерозиготных гибридов гомозиготные формы растений крайне необходимы. Обычно их получают путем многократного самоопыления с затратой большого количества времени, материалов и рабочей силы. При использовании гаплоидов гомозиготные формы получать проще. В этом направлении на основе спонтанно возникающих гаплоидов ведутся работы, имеющие выход в практическую селекцию. Разработка методов массового получения гаплоидов — важная задача прикладной генетики.

Диплоидный гиногенез, возникающий на основе мейоза и последующего эндомитоза яйцеклетки, тоже приводит к возникновению гомозиготных организмов. К сожалению, эта разновидность апомиксиса почти совсем не изучена.

В результате андрогенеза тоже возникают гаплоиды, и в этом отношении он не отличается от гаплоидных гиногенеза и апогамии. При андрогенезе происходит как бы пересадка ядра из одного цитопласта в другой. Поэтому в случае генотипических отличий цитопластов скрещивающихся форм андрогенный организм наследует признаки, детерминированные ядром отцовской формы и цитоплазмой. Вследствие несравненно большего объема ядерной генетической информации по сравнению с цитоплазматической практически андрогенный организм будет нести большинство признаков отца и лишь отдельные признаки — матери. Представляется заманчивым использовать андрогенез в селекции, когда необходимо сохранить все основные признаки какой-либо формы и изменить ее только по нескольким признакам, детерминированным цитоплазмой. Имеются примеры использования андрогенеза для придания формам кукурузы признака мужской стерильности, определяемого цитоплазмой.

Прививки, химеры, прививочные гибриды

В сельскохозяйственном производстве многие формы растений размножают вегетативно с помощью прививки. При этом происходит сращивание частей нередко генотипически значительно различающих-

ся растений. В результате возникает единый организм, состоящий из разных частей — компонентов прививки. Разные компоненты иногда оказывают сильное влияние друг на друга, изменяя темп роста, химизм, морфологию, и эти изменения обычно носят адекватный характер: признаки изменяемого компонента сдвигаются в сторону изменяющегося. Такого рода изменения не являются наследуемыми, потому что компоненты прививки не могут обменяться хромосомами и наборы хромосом оказываются неизменными.

Если в месте удавленной прививки сделать срез, добиться образования на нем каллуса (наплыва, затягивающего рану, состоящего из меристематических клеток), а из него — побегов, то иногда при этом можно наблюдать интересное явление. Заключается оно в том, что побеги, возникшие на границе сросшихся форм, мозаичны, сложены из признаков одного и другого компонентов. Бывает иногда, например, на одной стороне побег несет листья одной формы, а на противоположной — другой, половинки одного листа оказываются разными.

Детальный анализ этого явления показал, что оно есть следствие формирования в каллусе конуса нарастания стебля из клеток и одного, и другого компонентов прививки. Полученный стебель можно размножить вегетативно, и двойственность его строения при этом обычно сохраняется.

Растения, конусы нарастания которых состоят из групп клеток, генотипически отличающихся друг от друга, называют химерными, или просто химерами. Часто такие растения наблюдаются у малины и ежевики.

Если генотипически разные клетки расположены в конусе нарастания группами, занимающими определенные секторы, то соответствующие химеры называют секториальными. Иногда клетки разных компонентов занимают в конусе нарастания определенные слои. Например, эпидермис (первый слой) составляют клетки одного компонента, а все остальные слои — другого, или клетки одного генотипа занимают только второй (субэпидермальный) слой, а все остальные относятся к другому генотипу. Химеры, эпидермис которых в конусе нарастания по генотипу отличается от остальных слоев клеток, называют периклиналильными.

Периклиналильные химеры часто по своему внешнему виду занимают промежуточное положение между компонентами прививок. Например, у прививочной химеры раkitника Адама (*Cytisus adami*) одна форма характеризуется красными цветками, а другая — желтыми. Периклиналильная химера, возникающая на основе этих форм, может иметь грязновато-красные или розовые цветки. Соответствующий эффект является следствием наложения в лепестках венчика слоев клеток, имеющих красный пигмент (раkitника красного), на слои, имеющие желтый пигмент (раkitника обыкновенного).

При половом размножении химер воспроизводятся те формы клетки которых являются исходными для образующихся археспориальных клеток. Поэтому у секториальной химеры часть семян и пыльников образует половые клетки одного компонента химеры, а оставшая часть — другого. Периклиальная химера обычно образует половые клетки только одного компонента, клетки которого составляют субэпидермальный слой.

Имеются данные о том, что в каллусе, образовавшемся в месте, где срослись генотипически разные ткани, возможно слияние клеток и развитие из них побега. Это явление по генетическому результату сходно с половым процессом, так как здесь имеет место сингамия, и может быть названо вегетативной гибридизацией. Полученный таким образом прививочный (вегетативный) гибрид будет отличаться от обычного полового вдвое большим числом хромосом, потому что он образуется за счет слияния не гаплоидных, а диплоидных клеток.

Разработаны методы выращивания на искусственной среде растительных клеток, лишенных оболочек и способных поэтому сливаться друг с другом. С помощью такой методики осуществляют гибридизацию неполовых (соматических) клеток — протопластов. Так получены (Глебом Ю. Ю.) гибридные растения арабидопсиса и капусты.

Г Л А В А 3. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ

Субмикроскопическая структура хромосом

Хромосомы в основном состоят из нуклеопротеидов, преимущественно из дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП). В состав ДНП входят дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК) и белки.

Уотсон и Крик, чьи концепции о роли ДНК и ее структуре, выдвинутые в 1953 г., получили всеобщее признание, установили, что молекула ДНК состоит из двух длинных цепей нуклеотидов, которые образуют структуру, напоминающую винтовую лестницу. Молекула с такой структурой является двойной спиралью. В состав нуклеотида каждой из цепей входит остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар — дезоксирибоза и азотистые основания; последние представлены производными пуринов — аденином и гуанином (А и Г) и пиримидинов — тиминном и цитозинном (Т и Ц).

Содержание пуринов в ДНК всегда равно содержанию пиримидинов. В пределах пуриновой группы содержание аденина и гуанина может быть различно, так же, как в пределах пиримидинов содержание тимина и цитозина.

Дезоксипентозные кольца ДНК связаны фосфатными остатками и образуют хребет цепочки. Пуриновые и пиримидиновые кольца пред-

ставляют собой плоскостные структуры, расположенные перпендикулярно основной оси цепочки. Пуриновые и пиримидиновые основания одной цепочки имеют водородные связи с пиримидиновыми и пуриновыми основаниями комплементарной цепочки (рис. 11). Комплементарность их обеспечивается тем, что в цепи всегда против тимина расположен аденин, а против гуанина — цитозин. ДНК является полинуклеотидом и носителем наследственной информации.

Наследственная информация в молекуле ДНК "записана" трехбуквенным кодом на основе четырех типов мононуклеотидов. Смысловой единицей кода является триплет, состоящий из трех расположенных последовательно в цепи ДНК нуклеотидов. Генетический код вступает в силу в процессе трансляции — синтеза белка. Триплет кодирует одну аминокислоту и называется кодоном.

Информационное значение имеет порядок чередования нуклеотидов, содержащих разные азотистые основания. Цепочки ДНК по схеме Уотсона—Крика насчитывают в среднем до 10 000 нуклеотидных единиц, что соответствует строению ДНК фага Т-4. Если принять, что в состав молекул ДНК входит 10 000 пар нуклеотидов, то число молекул, различающихся по порядку чередования оснований, выразится величиной $4^{10\ 000}$. На основе такого громадного многообразия может быть "записан" практически любой объем информации.

Как материальный носитель наследственной информации ДНК обладает способностью размножать записанную в ней информацию без изменений. ДНК относительно инертна и обычно не принимает прямого участия в биохимических реакциях. Это обстоятельство обеспечивает стабильность ее структуры. Синтез ДНК осуществляется весьма своеобразно. В S-период интерфазы — в период репликации — разрываются водородные связи между основаниями, и благодаря этому двойная цепь ДНК разделяется на две одинарные. Затем каждое основание взаимодействует с комплементарным свободным трифосфатом дезоксирибонуклеотида, имеющимся в кардиолимфе в готовом для полимеризации виде.

Фосфатные группы этих свободных дезоксирибонуклеотидов обладают запасом энергии, необходимым для образования эфирных связей. Оставаясь фиксированными на исходной матричной цепи, дезоксирибонуклеотиды — 5'-трифосфаты затем вступают в связь друг с другом и образуют новую полинуклеотидную молекулу, являющуюся точной копией, отошедшей при реплике. В результате комплементарности оснований вместо одной молекулы ДНК возникают две новые, являющиеся точной копией друг друга и исходной. Место, где ДНК во время синтеза разделяется на две нити, называют вилкой репликации. Впереди этой вилки молекула ДНК специальными ферментами (рестриктазами) "разрезается" на отрезки, содержащие по 50–150 мононуклеотидов. Это позволяет ДНК расплетаться. После завершения репликации другой фермент

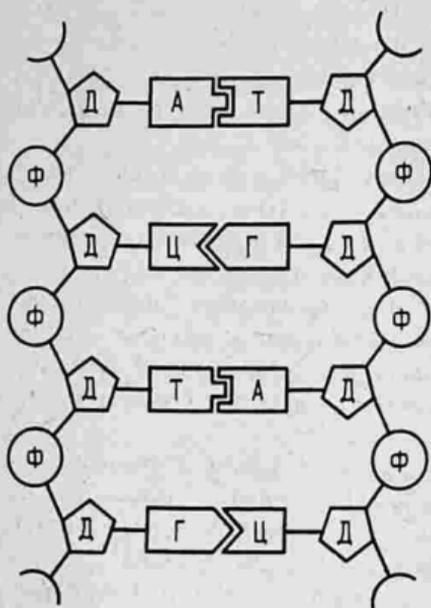


Рис. 11. Схема фрагмента ДНК, состоящего из четырех нуклеотидов:

Д — дезоксирибоза; Ф — остаток фосфорной кислоты (фосфат). Азотистые основания: пуриновые: А — аденин; Г — гуанин; пиримидиновые: Т — тимин, Ц — цитозин.

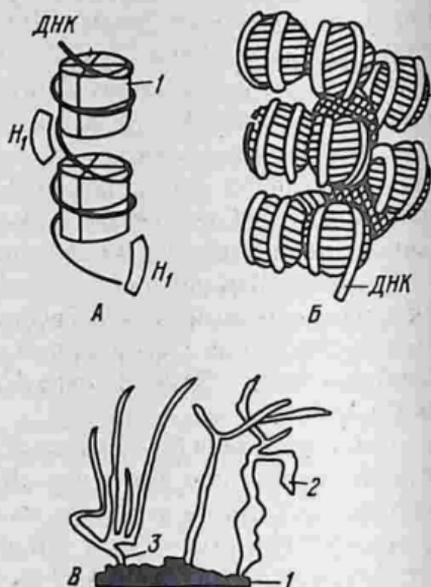


Рис. 12. Схематическое изображение структуры хромосом:

А — нуклеосомная фибрилла с единичным дуплексом ДНК (двойная спираль), намотанным на дискообразные гистоновые бусины (1), каждая из которых состоит из гистонов H2A, H2B, H3, H4; в местах между нуклеосомами ДНК связана с гистоном H1; Б — схематическое изображение суперспирали: цепь гистоновых бусин (нуклеофиламент) закручена в третичную спираль; В — третичная спираль (Б) у метафазной хромосомы крепится к белковому каркасу (1) в виде петель (2), каждая из которых прикреплена к нему у своего основания (3).

(лигаза) "сшивает" отрезки. Сам процесс репликации регулируется несколькими ферментами, называемыми ДНК-полимеразами, и так называемой затравочной рибонуклеиновой кислотой (РНК). Одна цепь синтезируется в направлении репликационной вилки, а другая — от нее.

В случаях, когда процесс репликации молекул ДНК сопровождается ошибками, возникают наследуемые изменения, называемые мутациями. Часто мутации такого типа ликвидируются благодаря действию репарационных систем клетки.

Таким образом, в S-период интерфазы синтез ДНК хромосом происходит под контролем самой ДНК в ходе самовоспроизведения путем репликации молекул ДНК. Способность к репликации присуща только ДНК. Это свойство дезоксирибонуклеиновых кислот выделяет их среди всех известных химических веществ.

У большинства вирусов и у всех прокариотов генетический материал представлен молекулой ДНК, концы которой соединены, и она представляет собой кольцо. Таким же образом организован генетический материал пластид и митохондрий эукариот.

Ядерная ДНК эукариот организована в хромосомы, представляющие собой сложный дезоксирибонуклеопротеидный комплекс. Полный набор генетического материала в хромосоме представлен в хроматиде одной молекулой ДНК. В конце S-периода интерфазы хромосомы имеют две хроматиды.

Однохроматидная хромосома эукариот содержит в большинстве случаев гигантскую молекулу ДНК, длина которой у человека, например, достигает 4 см, вес — многих десятков миллиардов дальтонов, и состоит такая молекула из сотен миллионов пар нуклеотидов.

Вторым важным структурным элементом хромосом эукариот являются основные белки гистоны. Они образуют тельца, близкие к шаровидной форме, называемые нуклеосомами, кислые белки (негистоны) образуют каркас хромосом (рис. 12). На каждую нуклеосому навивается около двух с половиной витков ДНК. Между нуклеосомами укладываются прямые участки ДНК, связанные с гистоном (H1). Линейная структура нуклеосом, содержащая в себе спираль молекулы ДНК, в свою очередь, спирализована, а эта спираль цепи нуклеосом тоже закручена в суперспираль. Так устроена хроматида интерфазной хромосомы. В профазе она еще один раз спирализуется. В гетерохроматиновых участках витки спирали укладываются плотнее, чем в эухроматиновых. Метафазная хромосома, следовательно, возникает вследствие четырехступенчатой спирализации молекул ДНК.

Синтез специфических белков под контролем ДНК

Белки по своей первичной структуре представляют собой одинарные полипептидные цепи, состоящие из аминокислот (АК). В состав подавляющего большинства белков входят 20 основных аминокислот. Специфичность белка определяется количеством, набором и порядком соединения определенных аминокислот в полипептидную цепь. Информация о порядке чередования аминокислот закодирована в структуре ДНК, в которой триплеты расположены в соответствующей последовательности. Совокупность триплетов и порядок их расположения, соответствующие синтезируемому белку, представляют функциональную единицу генетического кода и называются геном. Гены разделены

регуляторными участками, с которыми связываются РНК-полимеразы и белки-репрессоры (промоторами и терминаторами, обозначающими соответственно начало и конец переписывания гена с ДНК на РНК о нуклеотидном строении ДНК).

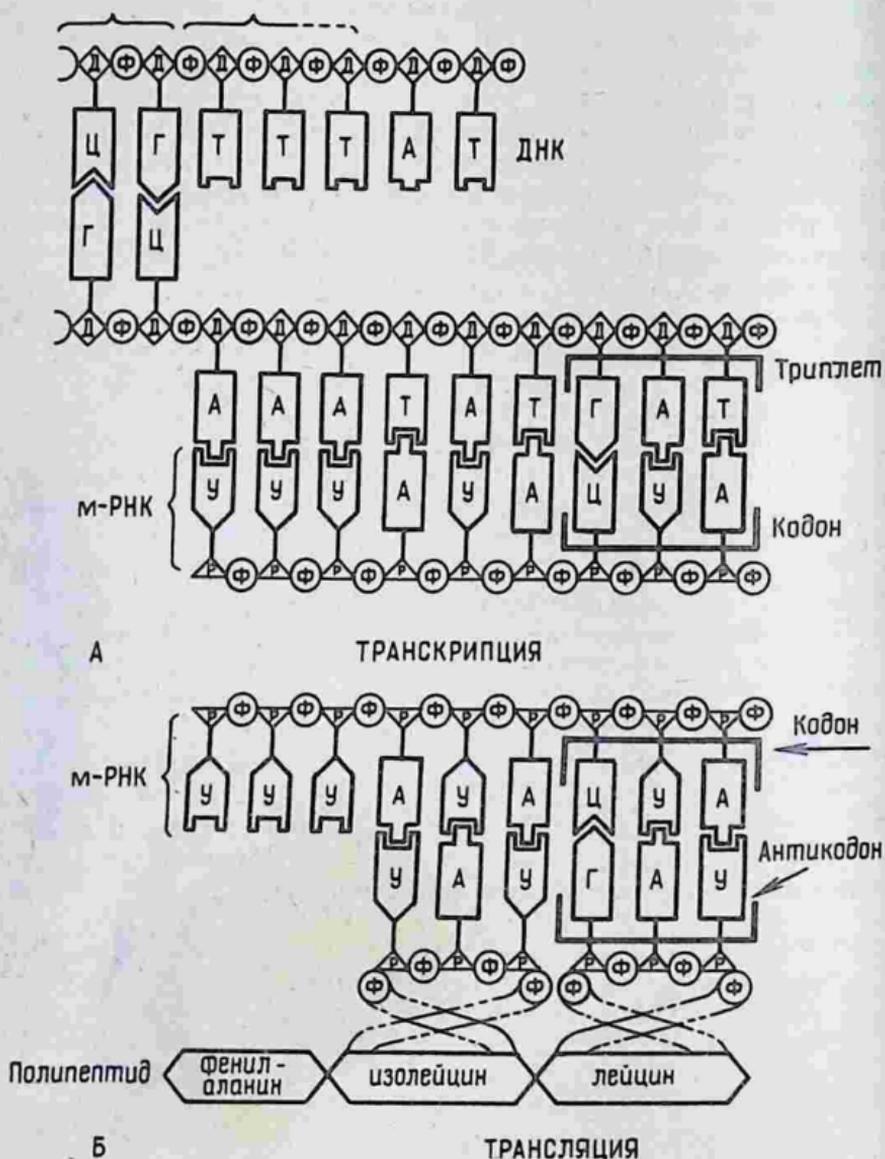


Рис. 13. Схема синтеза белка в клетке:

А – синтез м-РНК в ядре (транскрипция); Б – синтез полипептида на рибосоме (трансляция).

Информация о структуре белка переносится из хромосом от ДНК к рибосомам цитоплазмы в виде молекул матричной (информационной) рибонуклеиновой кислоты (*м-РНК*).

РНК отличается от ДНК тем, что вместо дезоксирибозы в ее состав входит другой пентозный сахар — рибоза, а вместо тимина — другое пиримидиновое основание — урацил. РНК также является линейным полимером, но в отличие от ДНК молекулы РНК разнообразны по структуре и функциям.

Синтез *м-РНК* начинается с инициации транскрипции РНК-полимеразами, способными взаимодействовать с определенными промоторами и разводить цепи ДНК. На одной из цепей или попеременно то на одной, то на другой строится в соответствии с правилом комплементарности оснований цепь *м-РНК* (рис. 13).

Так осуществляется "считывание" наследственной информации, "записанной" на ДНК, обозначаемое термином транскрипция. Молекула *м-РНК* во много раз короче ДНК. Поэтому она проходит через поры ядерной оболочки, попадает в рибосомы цитоплазмы, где в свою очередь, выполняет роль матрицы при построении молекулы белка. Синтез полипептида на *м-РНК* обозначают термином трансляция.

Рибосомы состоят из РНК и белка. Крупные и сложные молекулы РНК, называемые рибосомными (*р-РНК*), в сочетании с белком создают структуру рибосом.

В белковом синтезе принимает участие еще и третий тип РНК, так называемая транспортная (*т-РНК*). Существует несколько видов молекул *т-РНК*; они способны вступать в соединение с определенными аминокислотами (АК). Каждой АК соответствует несколько типов *т-РНК*. Роль *т-РНК* заключается в том, что она доставляет молекулы разных аминокислот к рибосомам, где осуществляется синтез белка.

На молекуле *м-РНК* триплетным кодом записан порядок чередования аминокислот в синтезируемом белке. Этот код расшифрован. Например, кодон урацил—урацил—урацил (УУУ) кодирует аминокислоту фенилаланин. Каждая АК кодируется двумя, четырьмя или шестью кодонами, но для каждой АК они специфичны (табл. 2).

2. Генетический код

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
У	фен	сер	тир	шис	У
	фен	сер	тир	шис	Ц
	лей	сер	стоп	стоп	А
	лей	сер	стоп	трип	Г
Ц	лей	про	гис	арг	У
	лей	про	гис	арг	Ц

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
А	лей	про	гли	арг	А
	лей	про	гли	арг	Г
	илей	тре	асн	сер	У
	илей	тре	асн	сер	Ц
	илей	тре	лиз	арг	А
	мет	тре	лиз	арг	Г
Г	вал	ала	асп	гли	У
	вал	ала	асп	гли	Ц
	вал	ала	глу	гли	А
	вал	ала	глу	гли	Г

Примечание: фен – фенилаланин, лей – лейцин, илей – изолейцин, мет – метионин, вал – валин, сер – серин, про – пролин, тре – треонин, ала – аланин, тир – тирозин, гис – гистидин, гли – глутамин, асн – аспарагин, асп – аспарагиновая кислота, лиз – лизин, глу – глутаминовая кислота, цис – цистеин, трип – триптофан, арг – аргинин, гли – глицин, А – аденин, Г – гуанин, Ц – цитозин, У – урацил, стоп – триплеты-терминаторы, или "бессмысленные" триплеты, которые не кодируют аминокислот.

t-РНК представляет собою нить, имеющую взаимно комплементарные участки, которые образуют шпилькообразные выступы. Места молекулы, где цепь изгибается на 180° , называют головками. На головке помещается триплет оснований. Структура одного из них, называемого антикодоном, специфична для каждого вида *t*-РНК. Например, один из видов *t*-РНК, соединяющийся с фенилаланином, несет на головке антикодон ААА (аденин–аденин–аденин), комплементарный кодону УУУ.

Во время синтеза белка цепь молекулы *m*-РНК взаимодействует с рибосомой, которая, двигаясь вдоль РНК, синтезирует белок в соответствии с генетическим кодом. Антикодоны комплексов АК + *t*-РНК по правилу комплементарности оснований присоединяются к кодам *m*-РНК. Аминокислоты взаимодействуют друг с другом и соединяются в полипептидную цепь в порядке, соответствующем коду *m*-РНК. В результате синтезируется специфическая полипептидная цепь, называемая первичной структурой белковой молекулы. Вторичная структура представляет собой спиралевидную α -структуру. Поддерживается она водородными связями между СО– и NH-группами. Третичная структура возникает при той или иной упаковке α -спиралей в белковой молекуле. Она в значительной степени определяет свойства белка. Известны и более сложные его пространственные структуры.

Триплетность генетического кода была многократно подтверждена в экспериментах. После расшифровки триплетов для всех аминокислот, входящих в молекулы белков, оказалось, что большинство

из них кодируется не одним триплетом. В этой связи код признан вырожденным. Под этим понимают возможность включения в белковую молекулу одной аминокислоты несколькими кодонами. Кодоны в м-РНК не перекрывают друг друга. Каждый из них самостоятельно кодирует свою аминокислоту. Этим объясняется возможность любого сочетания аминокислот в полипептидной цепи.

Триплеты ничем не разделены между собой. Считывание кода происходит линейно, начиная с какой-то определенной точки (промотора), и идет только в одном направлении.

Выпадение или вставка какого-либо нуклеотида в молекуле ДНК изменяет состав и последовательность чередования триплетов по всей цепи. Этим объясняется то, что с каждой м-РНК синтезируется только определенная молекула белка.

Выпадение или вставка в триплет любого нуклеотида вызывает ошибки в кодировании, образование запрограммированного белка становится невозможным.

Изменение состава триплетов при сдвиге чтения генетического кода на величину, не кратную трем нуклеотидам, позволяет на одном участке ДНК размещаться нескольким генам. Так, у вируса кишечной палочки ФХ174 на одном и том же участке ДНК записана информация о двух белках. Известны случаи перекрывания трех генов на одном участке ДНК (фаг G4).

Гены не всегда непрерывно расположены на монолитной нити ДНК, а часто у эукариот состоят из отдельных фрагментов, промежутки между которыми колеблются от 10 до 20 000 пар оснований. Матричная РНК на таких расчлененных генах синтезируется в виде очень длинной молекулы РНК предшественника (про-РНК). Из про-РНК путем нарезания и последующего сшивания (этот процесс иногда называют созреванием) получают м-РНК, которые могут выполнять прямые функции.

В клетке все гены никогда не работают одновременно. Имеются специальные системы, своевременно блокирующие или активирующие соответствующие гены.

Регуляция действия генов и организация генетического материала

Гены, управляющие синтезом белков, используемых для построения клеточных структур и белков-ферментов, называют структурными генами, они контролируют развитие практически всех признаков организма. Помимо них, в состав генов входят другие гены, которые прямо или опосредованно регулируют активность главных генов и всего генетического аппарата как единого целого. Эти гены называют регуляторными. Они вступают в соединение с регуляторами белковой

и, возможно, полирибонуклеотидной природы, называемыми акцепторами.

Комплекс структурных и обслуживающих их акцепторных генов, расположенных рядом друг с другом, называют опероном. Самый простой оперон состоит из одного или нескольких структурных генов, впереди которых расположен так называемый промотор, а позади — терминатор. К промотору присоединяется фермент РНК-полимераза, катализирующий транскрипцию. Терминатор прекращает движения фер-

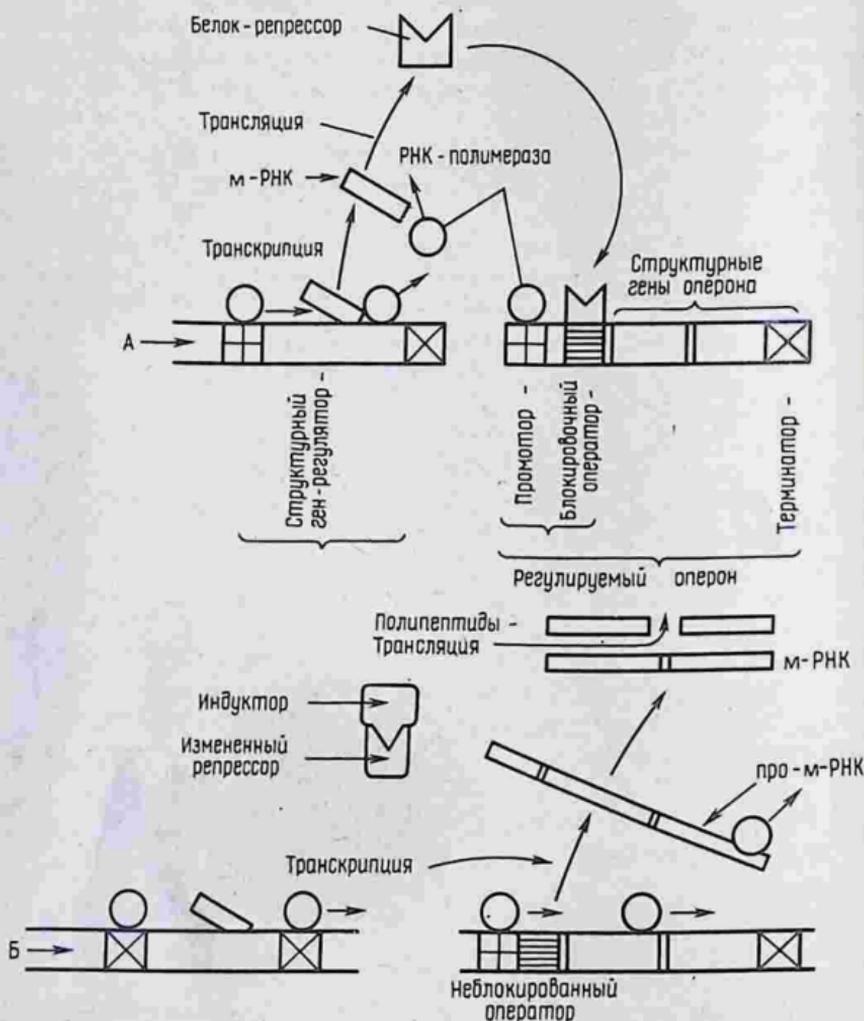


Рис. 14. Регуляция генов. Схематически изображены: регулируемый оперон в момент репрессии (А) и индукции (Б).

мента вдоль оперона и обрывает процесс транскрипции. Такой оперон не регулируется и функционирует непрерывно.

Самый простой из регулируемых оперонов должен обладать так называемым оператором, расположенным между промотором и первым структурным геном (рис. 14). Функционирование этого акцепторного гена связано с работой структурного гена-регулятора; он контролирует синтез белка, называемого репрессором, который присоединяется к соответствующему оператору, после чего движение РНК-полимеразы останавливается и оперон блокируется. Включение оперона в работу осуществляется веществом, называемым индуктором, способным соединиться с репрессором и так его изменить, что он теряет свойство блокировать оператор. В результате транскрибируется весь оперон от промотора до терминатора со всеми бессмысловыми промежутками ДНК и синтезируется РНК, называемая про-м-РНК (молекула-предшественник м-РНК). Затем специальные ферменты "вырезают" лишние участки про-м-РНК и образуется м-РНК, готовая к трансляции. В качестве индукторов у микроорганизмов обычно выступают вещества субстрата, подлежащие усвоению; у высших организмов — вещества типа гормонов. У прокариот оперон в большинстве случаев содержит значительное число структурных генов, у эукариот оперон обычно содержит только один и редко несколько структурных генов.

В большинстве случаев, особенно у высших организмов, регуляторная часть оперона имеет более сложную структуру. Известны другие способы регуляции генов. Например, у эукариот широко распространена групповая регуляция активности генов, осуществляемая благодаря изменению белковых компонентов хромосом. Известна также регуляция на уровне трансляции. Во всех систематических группах организмов обнаружено значительное количество нетранскрибируемых участков ДНК, не являющихся акцепторными генами. Вероятно, они выполняют регуляторную функцию в процессах воспроизведения и реализации генетической информации.

Получены данные о том, что ряд структурных генов эукариот имеют участки, транскрипты которых отсутствуют в зрелых м-РНК, соответствующих данным генам. В некоторых случаях установлено, что первоначально транскрибируются все участки этих генов, но затем генетически неактивные участки "вырезаются", а активные "сшиваются", вероятно, в результате функционирования особых ферментов. Такие гены называют иногда мозаичными.

Ген на молекулярном уровне, или цистрон, — это функциональная единица наследственной информации по составу и порядку чередования нуклеотидов, соответствующая определенному белку.

ДНК представляет собой генетический материал всех организмов, за исключением некоторых вирусов. Она, в зависимости от протекающих в ней процессов, может подразделяться на репликации, транскрипции, рекомбинации и мутации, обозначаемые терминами репликон,

цистрон, рекон, мутон. В качестве единицы транскрипции выступает оперон, за исключением промотора, терминатора и некоторых других акцепторных генов. Транскрибируется не вся ДНК. Реконами и мутонами являются отдельные мононуклеотиды.

Больше половины генов эукариот встречаются в геноме один раз. К ним относится большинство структурных генов, кодирующих все белки, кроме гистонов. Расположены они в эухроматиновых районах. Гены, кодирующие гистоны, р-РНК и т-РНК, повторяются многократно. Имеются сравнительно короткие последовательности нуклеотидов ДНК, повторяющиеся миллионы раз. Они не транскрибируются, но, вероятно, играют какую-то роль в процессах деления ядер. Повторяющиеся участки ДНК расположены в гетерохроматиновых районах.

Реализация генотипа в онтогенезе

В процессе онтогенеза осуществляется окончательная реализация генов в конкретные признаки и свойства организма путем дифференциации клеток, тканей, органов. Сущность дифференциации заключается в том, что зигота дает морфофизиологически разные клетки. Такая дифференциация может быть генотипической и функциональной, причем разные клетки одного организма за некоторым исключением генотипически тождественны.

Зигота лягушки, ядро которой заменено на ядро клетки разных органов головастиков, будет развиваться по полному циклу в нормальное животное. Многие растения способны размножаться вегетативно с помощью листьев. Например, у бегонии новый организм возникает на основе дифференцированной клетки листа, при этом дочернее растение будет сходно с материнским.

В ходе онтогенеза часто возникают генотипически измененные клетки, например, при делении путем амитоза, эндомитоза, политении, действия транспозонов, вирусов и других рекомбиногенов. Но такие явления регулярно происходят при закладке лишь некоторых тканей.

Различия, возникающие при дифференцировке клеток и передающиеся следующим клеточным поколениям, называют эпигенетическими. Такое наследование объясняется изменениями регуляторных механизмов генома. У некоторых организмов в процессе дифференцировки клеток изменяется генотип, происходит элиминация части хромосом, или синтез тканеспецифических генетических структур.

Морфофизиологическое отличие генотипически равноценных клеток может быть обусловлено только тем, что в них оказываются активизированными разные комплексы генов. В каждой клетке в конкретный момент онтогенеза реализуется только определенная часть наследственной информации. С точки зрения генетики онтогенез есть процесс постепенной реализации генотипа по частям. Блокировка или активи-

вазия генов зависит от условий внутриклеточной среды, на которую, в свою очередь, влияют внутренние и внешние условия организма. Это положение подтверждается рядом фактических данных.

Цитоплазма дифференцируется у любой зиготы, в том числе и у высших растений. Первоначальная дифференциация ставит клетки зародыша в разные условия и является, в свою очередь, причиной дальнейшего развития этого процесса. Не последнюю роль в этом играют и силы гравитации.

Имеются данные о том, что ранее заложившиеся ткани и органы индуцируют образование новых тканей и органов. Так, у позвоночных животных нервная система закладывается в виде трубочки из эктодермы над зачатком хорды. Если его удалить, то нервная система не образуется. Если пересадить хорду в другое место эмбриона, то и нервная трубка закладывается не на обычном месте, а у пересаженной хорды. Если подсадить эмбриону вторую хорду, можно вызвать развитие двух нервных трубок. Доказано, что клетками развивающейся хорды выделяются специфические вещества. Попадая в близлежащий участок эктодермы, они изменяют ее в пользу развития нервной ткани.

Нервная трубка, в свою очередь, стимулирует образование хряща из окружающей ее мезенхимы путем выделения низкомолекулярного вещества — индуктора нуклеопептидной природы. Этот индуктор не может нести информацию о строении специфических высокомолекулярных веществ хрящевой ткани, поэтому ясно, что его роль сводится к активации соответствующих комплексов генов.

Положение о влиянии индукторов непосредственно на гены можно доказать прямыми наблюдениями гигантских хромосом слюнных желез двукрылых насекомых, например дрозофилы. Эти хромосомы имеют политенную природу и состоят из тысячекратно повторяющихся деспирализованных одинаковых хромосомных нитей, соприкасающихся по всей длине гомологичными участками. Благодаря тому что участки остаточной спирализации хромосомных нитей — хромомеры — лежат в одной плоскости, политенная хромосома представляется состоящей из чередующихся светлых и темных дисков. Расположение этих дисков характерно для каждой хромосомы и определенного ее участка, поэтому можно "узнать" любой участок любой хромосомы. На политенных хромосомах имеются вздутия — пuffed. Это участки активно работающих генов. В пuffed идет интенсивный синтез м-РНК. Расположение вздутий по длине хромосом характерно для каждой стадии онтогенеза и отражает смену активности разных комплексов генов.

Установлено, что окукливание личинки дрозофилы осуществляется под влиянием гормона окукливания — экдизона. Введением гормона можно вызвать окукливание у молодых, еще не готовых к этому личинок. Исследование гигантских хромосом у молодых личинок, обработанных гормоном окукливания, показало, что расположение

пуффов не соответствует возрасту личинок, а является характерным для стадии окукливания. Следовательно, гормон индуцировал активность определенных генов.

Хотя обсуждаемый вопрос на растениях специально не изучался, можно привести примеры, свидетельствующие о наличии у них аналогичных механизмов дифференциации клеток и тканей. Очевидно, характерная для покрытосемянных растений организация зародыша может сложиться только под влиянием специфических условий, вырабатываемых эндоспермом. У орхидных эндосперм не образуется, и зародыш оказывается недифференцированным. При прорастании такого зародыша идут процессы, сходные с таковыми при образовании почек из каллуса. С другой стороны, характерный для покрытосемянных дифференцированный зародыш может образоваться в эндосперме не из зиготы, а при нуцеллярной эмбрионии, из клетки нуцеллуса. Воздействием физиологически активных веществ типа гормонов можно заметно изменить ход онтогенеза растений, вызвать образование бессемянных плодов без опыления или цветение двулетних растений в первый год жизни.

Ход онтогенеза в значительной степени определяется условиями внешней окружающей среды. Любой генотип может реализоваться лишь в соответствующих ему условиях окружающей среды при сравнительно небольшой амплитуде колебаний этих условий. Так, озимое растение в тропических условиях не может реализовать значительную часть своего генотипа — совокупность генов, контролирующую формирование генеративных органов. Для реализации этих генов необходимо, чтобы клетки прошли стадию яровизации — комплекс физиологических процессов, протекающий при пониженных температурах. Установлено, что по прохождении стадии яровизации изменяются многие биохимические показатели клеток стебля. Лишь на базе таких измененных клеток могут сформироваться генеративные органы. Ген, определяющий красную окраску цветка примулы, реализуется при температуре, не превышающей $+30^{\circ}\text{C}$, и при невысокой влажности воздуха.

Понятие о генной инженерии

Традиционные методы — гибридизация и индуцирование мутаций — позволяют получать ненаправленные генотипические изменения, которые в практической работе по улучшению организмов могут служить лишь материалом для отбора. Успехи молекулярной генетики открыли возможности получения направленных изменений генотипа путем его прямой перестройки, называемой генной инженерией.

Основным направлением генной инженерии является включение генов в генотип по замыслу геноинженера. Эта работа состоит из трех операций: синтеза, или выделения переносимых генов, включения их в

специфические генетические структуры и введения этих структур в клетки-реципиенты.

Наибольшее практическое значение имеет метод ферментативного синтеза генов, основанный на явлении обратной транскрипции ДНК на м-РНК с помощью фермента обратная транскриптаза, получаемого из РНК-содержащих онкогенных вирусов. Основной недостаток этого метода заключается в том, что он в большинстве случаев позволяет синтезировать один структурный ген без соответствующих генов-регуляторов и, следовательно, не обеспечивает функционирование синтезированного гена в генетической системе реципиента. Поэтому в практической работе чаще используют метод выделения генов из препаратов ДНК-доноров с помощью ферментов-рестриктаз, "разрезающие" ДНК между определенными мононуклеотидами. Затем, используя специфические методы и фермент-лигазу, отрезки ДНК "сшивают" в определенной последовательности и встраивают в простую подсобную генетическую систему, называемую вектором.

В качестве вектора обычно используют плазмиды (эписомы) — небольшие добавочные кольцеобразные хромосомы бактерий, которые предварительно "разрезают" рестриктазой. Вектор с встроенным в него фрагментом вводят в клетки-реципиенты.

Клетки, встроенный генетический материал которых соответствует запланированному, отбирают на так называемом селективном фоне, который представляет собой комплекс внешних и генетических факторов среды, подобранных так, чтобы обеспечить выживаемость только отбираемых клеток. Например, на питательную среду, не содержащую гистидина, высевают клетки с плазмидами, несущими ген синтеза гистидина (his^+). На такой среде выживают те клетки, которые несут плазмиду.

Таким методом удастся успешно переносить функционирующие комплексы генов в пределах прокариот или от эукариот к прокариотам и создавать устойчивые новые генетические системы. Возможен и обратный перенос генов от прокариот эукариотам или в пределах эукариот.

К наиболее значимым практическим достижениям генной инженерии следует отнести получение бактерий, содержащих гены человека, контролирующие синтез соматостатина, инсулина, интерферона, и разработку на их основе биотехнологии промышленного производства соответствующих медицинских препаратов.

Конструирование новых геномов путем переноса генов с помощью векторов у эукариот, в частности у растений, становится реальным на основе транспозонов естественного происхождения. Так, Мю (Mu) -фаг у бактерий кишечной палочки является перемещающимся по ДНК бактерии элементом. Более того, можно выделить у фага только гены, ответственные за перемещение, синтезировав Мини-Мю-фаг. И эта часть

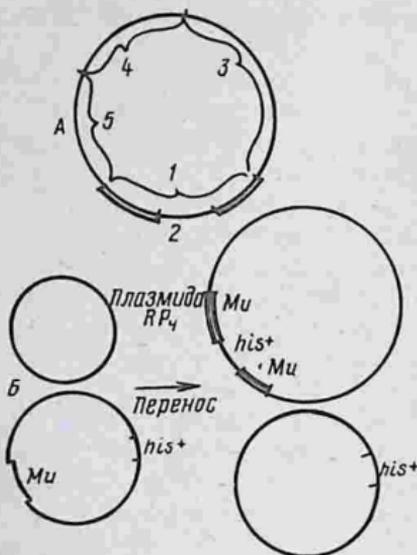


Рис. 15. Структура плазмиды (А) и хромосомные перестройки при участии вируса *Mu* (Мю-фага) у бактерии (Б) в присутствии плазмиды *RP4*:

1 – т-ДНК (ДНК Мю-фага); 2 – клонированный ген X (ген, который проектируется передать реципиенту); 3 – гены, осуществляющие перенос; 4 – гены репликации плазмиды; 5 – гены устойчивости к антибиотикам; 3–4–5 – гены, необходимые для функционирования вектора гена-плазмиды.

фага будет выполнять роль транспозона, но не будет размножаться как фаг. Используя это свойство Мю-фага, можно синтезировать плазмиду, несущую ген внутри участка ДНК Мю-фага.

Если в лизогенную бактерию ввести плазмиду *RP4*, то фаг Мю способен перенести на плазмиду ген синтеза гистидина, он оказывается расположенным между двух копий ДНК Мю-фага. Такая плаزمида может вводиться в клетку-реципиент, которая приобретает способность синтезировать гистидин (рис. 15).

Прыгающие генетические элементы

В условиях разнообразной постоянно меняющейся среды успешные эволюционные сдвиги в развитии видов невозможны без таких генотипических изменений, которые представляют собой потенциально выгодные комбинации генетических свойств. Важнейшим свойством материальных носителей наследственной информации (ДНК) является их мутабельность. Однако спонтанные мутации возникают слишком редко. Генотипическая изменчивость в основном обусловлена изменением сочетаний мутаций, накопленных в генофонде вида на протяжении многих поколений.

У высших организмов рекомбинации происходят в процессе полового размножения. Как отмечалось, сцепление генов в хромосомах ограничивает комбинативную изменчивость. Однако особая роль генотипической изменчивости как фактора эволюции привела к возникновению механизмов, обеспечивающих генетическую рекомбинацию в

любом случае: при половом и бесполом размножении, при наличии и отсутствии гетерозиготности.

Так, гомологическая рекомбинация у высших организмов осуществляется за счет кроссинговера (перекреста) структурно-сходных участков хромосом в мейозе. В процессе трансдукции инфицирующий бактерию фаг, или бактериальный вирус, захватывает фрагмент бактериальной ДНК и встраивает его в свой геном, а затем в ДНК другой бактерии. Рекомбинация может происходить лишь между структурно- и наследственно родственными участками ДНК. Это ограничивает скорость эволюции, идущей путем гомологической рекомбинации, в связи с чем она не является единственным механизмом, нарушающим стабильность генома.

В конце 1940-х годов Барбара Мак-Клинток (США) установила, что активность определенных генов пигментации зерен кукурузы (*Zea mays*) нельзя было объяснить известными законами наследования признаков. Было установлено, что изменения в окраске обусловлены действием генетических единиц (которые Мак-Клинток назвала контролирующими элементами), способных перемещаться как в пределах одной, так и разных хромосом кукурузы. При этом контролирующие элементы иногда играют роль биологических регуляторов, включая или выключая экспрессию генов.

Почти через 20 лет после первых сообщений Б. Мак-Клинток, М. Мэ-лэми, Э. Джордан, Х. Сэдлер, П. Старлинджер и Дж. Шапиро на *Escherichia coli* обнаружили аналогичные гены, которые были названы встраи-

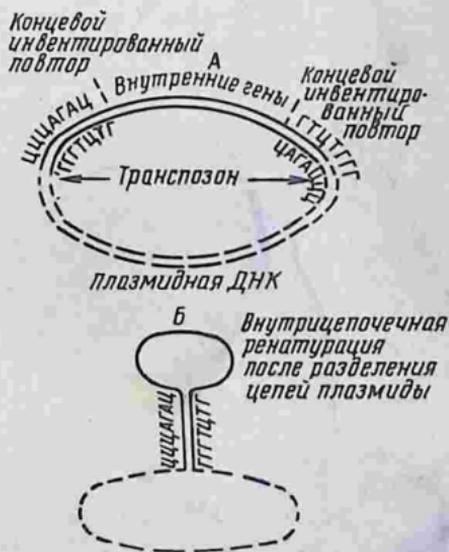


Рис. 16. Схема строения транспозона:

А — двуничатая ДНК плазмиды со встроенным транспозоном; Б — структура "стебель-петля" (stem-and-loop) транспозона, возникающая в связи с наличием у него концевых повторов с развернутым (инвертированным) расположением нуклеотидов.

вающимися последовательностями (insertion sequences), или *IS*-элементами. Р. Хейджес и А. Джейкоб (1974) показали, что встраивание *IS*-элементов у бактерий ведет к увеличению длины их молекулы ДНК (плазмиды). При этом имеет место негомологичная рекомбинация. Хейджес и Джейкоб предположили, что эти так называемые прыгающие элементы могут переносить структурные гены, а элемент ДНК, который может перемещаться от одной молекулы ДНК к другой, назвали транспозоном (рис. 16). Последние несут гены, кодирующие ферменты-транспозазы, обеспечивающие их встраивание в различные участки молекул ДНК. Процесс транспозиции имеет огромное значение в эволюции. Так, у бактерий это явление обеспечивает почти адекватное приспособление их к антибиотикам.

Прыгающие генетические элементы не только соединяют неродственные участки ДНК, встраиваясь между ними, но и переносят гены, что способствует перестройке генетической информации в хромосомах и делению генетического материала. С их помощью организм в онтогенезе может изменить генотип, что до недавнего времени считалось невозможным.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

ГЛАВА 4. АЛЛЕЛЬНОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ И НАСЛЕДОВАНИЕ НЕСЦЕПЛЕННЫХ ГЕНОВ

Понятие о гибридизации, генетической символике и генных формулах

Процесс воспроизведения потомства при половом размножении с участием двух родительских организмов (матери и отца) называют скрещиванием. Если скрещивают генотипически различающиеся особи, то это обозначают термином "гибридизация", а полученное потомство называют гибридом.

При теоретическом анализе скрещиваний родителей обозначают буквой *P* латинского алфавита (по первой букве соответствующего слова на латинском языке), мать — ♀ (зеркало Венеры), отца другим знаком — ♂ (копье и щит Марса), а само скрещивание — \times (как знак умножения в арифметике). Поколения гибридов обозначают буквой *F* латинского алфавита (по первой букве слова "дети" на латинском языке) с цифровым (арабским) индексом, соответствующим их порядку: F_1 — первое поколение, F_2 — второе и так далее.

В ходе гибридологического анализа гены условно обозначают разными буквами латинского алфавита. Для каждого исследованного в генетическом отношении объекта имеется общепринятая международная система обозначения всех известных генов, обычно по первым буквам названий соответствующих признаков. Если число изученных генов превышает число букв алфавита, то гены обозначают двумя и большим числом букв. В абстрактных случаях буквы для обозначения генов могут выбираться произвольно. Буквенные выражения, характеризующие генотип организма по изучаемым генам, называют генными формулами.

Аллелизм

Известно, что морфологически тождественные, гомологичные хромосомы, несмотря на то что они являются идентичными по составу и порядку расположения генов, могут отличаться по внутренней молекулярной структуре. Морфологически идентичные участки каждой из гомологичных хромосом несут один и тот же ген, но его состояние может быть одинаковым или разным. Одно из состояний гена называ-

ют аллелем (слово "аллель" в русском языке может быть и мужского и женского рода). Если ген в популяции представлен одним аллелем, то все особи, несущие этот ген, будут по соответствующему признаку одинаковыми. Участок расположения гена в хромосоме обозначают термином "локус". Понятие локуса является обобщающим для всех гомологичных хромосом биологического вида, и в него не включается внутреннее молекулярное содержание. Поэтому принято говорить о разных аллелях одного локуса. Организму каждого биологического вида присуще столько разных локусов, сколько насчитывается разных генов в одном гаплоидном наборе хромосом.

В диплоидной клетке имеется по два аллеля каждого локуса. Если эти два состояния гена одинаковы, то локусы называют гомозиготными, а если они разные — гетерозиготными.

Если организм произойдет от скрещивания генотипически одинаковых родителей, то у него все гомологичные хромосомы могут оказаться тождественными. У такой особи в соответствующем локусе гомологичных хромосом расположены одинаковые аллели гена. Организмы, гомологичные хромосомы которых генотипически тождественны, называют гомозиготными по всем локусам, или просто гомозиготами.

При гибридологическом анализе в каждом опыте ведут наблюдения за небольшим числом локусов, и речь идет о гомо- или гетерозиготности только по изучаемым локусам. Аллели гена обычно по-разному проявляют признак, например окраску венчика или длину междоузлий, или накопление в семенах разных форм полисахаров и тому подобное. Нередко говорят, что разные аллели одного локуса определяют альтернативные (взаимоисключающие) признаки, но лучше сказать — разные состояния признаков: или красную, или белую окраску венчика; или короткие, или длинные, или средней длины междоузлия; накопление в семенах или крахмала, или декстрина и т. д.

По современным представлениям, разные аллели одного локуса происходят один от другого путем мутаций и отличаются на молекулярном уровне небольшим числом мононуклеотидов. Поэтому, говоря о разных аллелях одного гена, употребляют термин "ген", как синоним "локус".

Для многих из изученных локусов известно только два аллеля, но имеются случаи и так называемого множественного аллелизма, когда один локус представлен серией множественных аллелей. Понятно, что вся серия будет представлена только в популяции; отдельная диплоидная особь может обладать максимум двумя разными аллелями одного локуса.

Аллельное взаимодействие генов

Когда локус представлен у организма в гетерозиготном состоянии, то при реализации признака разные аллели обычно взаимодействуют друг с другом. Известно два вида аллельного взаимодействия: полное доминирование и неполное доминирование. В первом случае один из аллелей полностью подавляет проявление другого. Например, у гороха аллель, определяющий зеленую окраску семян, доминирует над аллелем, определяющим желтую их окраску, и гомозигота по аллелю зеленой окраски семян фенотипически не отличается от гетерозиготы.

При неполном доминировании гетерозигота отличается от гомозигот. Например, у ночной красавицы гомозигота по одному аллелю красноцветковая, имеет красную окраску венчика, по другому — белую, а гетерозигота — розовую.

Случаи отсутствия доминирования и, следовательно, аллельного взаимодействия встречаются редко. При этом взаимодействии каждый аллель проявляется фенотипически независимо от другого. Такое взаимодействие называют кодоминированием, этим объясняется, например, антоциановая окраска зерновки у пшеницы.

Аллели, которые доминируют при фенотипическом проявлении, называют доминантными. В генных формулах их обычно обозначают заглавными буквами. Подавляемые аллели называют рецессивными и обозначают строчными буквами. Соответственно и состояние признака тоже называют или доминантным, или рецессивным. В случае неполного доминирования в генных формулах над заглавной буквой ставится черта.

Если у гороха ген, определяющий окраску семян в зрелых семенах, обозначить буквой a , то разные его состояния в генных формулах будут выглядеть следующим образом:

AA — гомозигота по доминантным аллелям;

aa — гомозигота по рецессивным аллелям;

Aa — гетерозигота (доминантный аллель в генных формулах гетерозигот всегда пишут на первом месте). В некоторых случаях генные формулы удобнее писать в виде дроби: $\frac{A}{A}$, $\frac{a}{a}$, $\frac{A}{a}$. При этом для обозначения доминантного аллеля вместо заглавной буквы можно употреблять

знак $+$: $\frac{+}{+}$, $\frac{a}{a}$, $\frac{+}{a}$.

Определить доминирование одного из двух аллелей можно только экспериментально путем гибридологического анализа наследования признаков. Установлено, что обычно доминантным является аллель исторически более древний. При скрещивании диких и культурных форм у гибридов "дикие" признаки, как правило, доминируют над

"культурными". Причины доминирования невозможно выяснить методом гибридологического анализа. В каждом конкретном случае необходимы исследования на молекулярном уровне всего процесса реализации признака.

Имеются основания утверждать, что понятие о полном доминировании является относительным. Так, у гороха один из локусов контролирует признак "характер поверхности зрелых семян", который определяется структурой семядолей. Гомозигота по доминантным аллелям RR имеет гладкие семена, по рецессивным rr — морщинистые, а гетерозигота Rr внешне неотличима от гомозиготы RR ; следовательно, здесь имеется полное доминирование. Анатомические исследования показали, что в семядолях генотипа RR содержатся крахмальные зерна с ровной поверхностью; у семядолей генотипа rr поверхность крахмальных зерен сильно зазубрена, а гетерозигота Rr имеет в семядолях слегка зазубренные крахмальные зерна. В этом случае на клеточном уровне гетерозигота отличима от гомозиготы по доминантным аллелям и, следовательно, имеет место неполное доминирование.

У многих растений антоциановая окраска вегетативных органов определяется доминантным состоянием гена (генотипы AA или Aa), а зеленая (отсутствие антоциана) — рецессивным аллелем у гомозигот aa . В обычных условиях проявляется полное доминирование, но в условиях недостаточного освещения гетерозиготы у многих видов слабее окрашены, чем гомозиготы по доминантным аллелям. Проникновение в сущность доминирования позволяет управлять этим явлением. Имеются данные о том, что характер доминирования, вообще аллельное взаимодействие, может изменяться под влиянием генов, расположенных в других локусах.

Различают три типа рецессивных аллелей: 1 — аморфные (аморфы) — неактивные, функционирование их не обнаруживается; чаще это аллели полигенов (например, генов, определяющих высоту растений); 2 — гипоморфные — с ослабленной функцией, характерной для локуса *Nicotiana tabacum*, где серия аллелей генов определяет желтую окраску; 3 — неоморфные, обладающие специфической функцией; например, рецессивный аллель вызывает озимый тип развития, а доминантный — яровой.

Гаметическое расщепление

Как уже было сказано в главе, посвященной цитологическим основам генетики, в мейозе в каждую клетку может попасть лишь по одной из пары гомологичных хромосом. Поэтому каждая из гомозигот (AA или aa) продуцирует генотипически однородные гаметы с генными формулами соответственно или только A , или только a . Гетерозигота (Aa)

дает гаметы двух типов с генными формулами A и a в равном соотношении.

Процесс образования у гетерозиготы генотипически разных гамет называют **гаметическим расщеплением**. Оно является следствием локализации генов в хромосомах, конъюгации гомологичных хромосом и их расхождения в первом делении мейоза к полюсам материнской клетки.

У некоторых биологических объектов гаметическое расщепление доступно прямому наблюдению. Так, у кукурузы доминантный аллель одного локуса W определяет накопление в пыльцевом зерне крахмала, а рецессивный w — декстрина. Если обработать йодом пыльцу растения кукурузы, гетерозиготного по этому локусу (Ww), то примерно половина пыльцевых зерен окрасится в синий цвет, а остальные будут иметь красноватый оттенок (при обработке йодом крахмал приобретает синий цвет, а декстрин — красноватый). Результаты описанного опыта свидетельствуют о том, что произошло гаметическое расщепление с образованием двух типов пыльцевых зерен в соотношении 1:1.

Гаметы и гаплоидные клетки могут содержать только один аллель локуса (a или A). Такое состояние локуса, отличное и от гомозиготного и от гетерозиготного, называют **гемизиготным**.

Моногибридное скрещивание при неполном доминировании

Моногибридным называют скрещивание, при котором родительские формы различаются состоянием одного признака и расщепление гибрида осуществляется по одному гену.

При проведении скрещиваний в целях гибридологического анализа предъявляют особые требования к родителям. Во-первых, они должны быть гомозиготными по соответствующим аллелям изучаемых локусов; во-вторых, если в качестве родительской формы используется несколько особей, то все они должны быть генотипически одинаковыми по этим локусам. Поэтому вначале родительские формы проверяются на гомозиготность и однородность по потомству в течение не менее двух поколений.

Рассмотрим моногибридное скрещивание при неполном доминировании на примере земляники. При скрещивании белоягодных форм растений земляники с краснаягодными в первом поколении возникают только розоваягодные растения. Во втором поколении гибрида появляются красно-, розово- и белоягодные особи в соотношении примерно 1:2:1. Появление во втором поколении гибрида разных особей называют **расщеплением гибрида** (или просто расщеплением).

Теоретический анализ наследования окраски ягод у земляники гибрида можно провести по результатам скрещивания, используя генные формулы, обозначив исследуемый локус буквой A . Так как белая

окраска ягоды в первом поколении гибрида подавляется, то ее следует считать рецессивной, и генная формула белоягодной земляники aa соответствует гомозиготе по рецессивным аллелям. Красноягодная земляника представлена гомозиготой по аллелям с неполным доминированием и имеет генную формулу $\bar{A}\bar{A}$. При теоретическом анализе скрещиваний принято для сокращения говорить "генотип" вместо "генная формула" и соответственно "фенотип" вместо "признак" или "признаки". Используя эти сокращения и условные обозначения, можно рассматриваемое скрещивание записать в виде формулы, приняв белоягодное растение за материнское:

PP	Генотип	$\text{♀ } aa$	\times	$\text{♂ } \bar{A}\bar{A}$
	Фенотип	белоягодное растение		красноягодное растение
или	Генотип	$\text{♀ } \frac{a}{a}$	\times	$\text{♂ } \frac{\bar{A}}{\bar{A}}$
PP	Фенотип	белоягодное растение		красноягодное растение

Форма записи в виде дроби более наглядна, особенно с применением двойной черты, так как последняя схематически изображает пару гомологичных хромосом, в которой локализован анализируемый ген.

Нам уже известно, что гомозиготы образуют гаметы одного типа. В рассматриваемом случае материнская форма продуцирует гаметы a , отцовская — \bar{A} . При оплодотворении хромосомы этих генотипически разных гамет в зиготе объединятся, и, следовательно, растения первого поколения будут иметь генотип $\bar{A}a$ и розовую окраску ягод. На основе этих рассуждений продолжим схематическую запись.

F_1	Гаметы PP	$\text{♀ } a$	$+$	$\text{♂ } \bar{A}$
	Генотип			$\frac{\bar{A}}{a}$
	Фенотип			розовоягодное растение

Генная формула $\bar{A}a$ расшифровывается словами "моногибрид", или "моноготерозигота", или "гетерозигота по одному локусу", или "гетерозигота по гену \bar{A} ". Гаметическое расщепление этой гетерозиготы приведет к образованию гамет двух типов в равном соотношении: \bar{A} и a .

При гибридологическом анализе второе поколение гибрида получают только от контролируемого оплодотворения: у самоопыляющихся растений — от самоопыления, у перекрестноопыляющихся растений и раздельнополюх животных — от скрещивания особей первого поколения между собой, что приводит к одинаковым результатам, так как все особи первого поколения гибрида по исследуемым локусам генотипически тождественны.

Рис. 17. Решетка Пеннета для моногибридного скрещивания.

При осуществлении такого оплодотворения женские и мужские гаметы двух типов сливаются. Встреча двух генетически одинаковых или разных гамет — это явление случайное и поэтому равновероятное. Для точного количественного прогноза частоты возникновения разных генотипов во втором поколении гибрида применяется решетка Пеннета, названная так по имени впервые применившего ее генетика

(рис. 17). В этой решетке слева и сверху выписывают генные формулы женских и мужских гамет соответственно, а на всех пересечениях — все возможные типы зигот, образующихся в результате перекомбинации гамет, представляющие собой генные формулы особей второго поколения гибрида.

Анализ расщепления показывает, что у моногибрида во втором поколении возникает три генотипических класса особей в соотношении 1:2:1. Этот анализ удобно сделать, выписав из решетки Пеннета результаты сочетания гамет:

Гаметы F ₁ ♂	\bar{A}	a
♀	\bar{A} \bar{A} A Красная ягода	\bar{A} a Розовая ягода
	a \bar{A} a Розовая ягода	a a Белая ягода

Гаметы F ₁		♀ $1 \frac{\bar{A}}{A} + 1 \frac{a}{a}$	♂ $1 \frac{\bar{A}}{A} + 1 \frac{a}{a}$
Расщепление F ₂	по генотипу	$1 \frac{\bar{A}}{A} + 2 \frac{\bar{A}}{a} + 1 \frac{a}{a}$	
	по фенотипу	1 (красная ягода) : 2 (розовая ягода) : 1 (белая ягода)	

При неполном доминировании все генотипические классы проявляются фенотипически, поэтому расщепление моногибридов по генотипу и по фенотипу совпадает. При полном доминировании получается иная картина.

Моногибридное скрещивание при полном доминировании

Полное доминирование существует лишь как крайний случай взаимодействия аллелей. Поэтому имеется очень небольшой выбор примеров. Остановимся на признаке "окраска цветков" у посевного гороха. Допустим, что гомозиготы по доминантным аллелям и гетерозиготы

имеют пурпурные цветки. В этом случае от скрещивания белоцветковых форм с пурпурноцветковыми в первом поколении все растения будут иметь пурпурные цветки. Во втором поколении гибрида происходит расщепление по фенотипу на пурпурноцветковые и белоцветковые растения в соотношении 3:1.

Этот тип аллельного взаимодействия отражает только новое фенотипическое проявление аллельных генов. Закономерности наследования генов при этом не меняются, и теоретический анализ скрещивания и расщепления в генных формулах такой же, как при неполном доминировании (табл. 3).

3. Теоретический анализ моногибридного скрещивания при полном доминировании признака "окраска цветков" у гороха

PP	генотип	$\varphi \frac{a}{a}$	×	$\sigma \frac{A}{A}$
	фенотип	белый цветок		пурпурный цветок
Гаметы PP		φa	+	σA
F ₁	генотип	$\frac{A}{a}$		
	фенотип	пурпурный цветок		
Гаметы F ₁		$\varphi \underline{1A}$	+	$\underline{1a}$
Расщепление F ₂	по генотипу	$1 \frac{A}{A}$	+	$2 \frac{A}{a}$
	по фенотипу	3 пурпурный цветок		1 белый цветок

Теоретический прогноз показывает, что этот гибрид расщепляется по генотипу на три генотипических класса в соотношении 1:2:1, а по фенотипу — на два класса в соотношении 3:1. Очевидно, что моногибридное скрещивание при полном доминировании отличается от скрещивания при неполном только соотношением фенотипов во втором поколении, потому что два генотипических класса (AA и Aa) фенотипически не различаются между собой.

Расщепление моногибрида в соотношении 3:1 иногда называют менделевским по имени ученого Грегора Менделя, впервые установившего его. Теоретический анализ расщепления гибридов заканчивается на изучении второго поколения, так как уже становится ясным, что особи первого и третьего генотипических классов, как гомозиготы, расщеп-

ляться не будут, а особи второго генотипического класса в третьем поколении будут расщепляться так же, как и гибриды первого поколения. Далее, из поколения в поколение доля гомозигот будет все увеличиваться, а гетерозигот — уменьшаться.

Моногибридные скрещивания представляют собой необходимый начальный этап гибридологического анализа при исследовании любого признака. Во-первых, выясняется характер аллельного взаимодействия, то есть узнают, который из альтернативных состояний доминирует и в какой степени (полностью или не полностью). Во-вторых, уточняется число локусов, детерминирующих признак. Если в первом поколении имеется полное или неполное доминирование, а во втором — расщепление по фенотипу в соотношении 3:1 или 1:2:1 соответственно, то это означает, что признак контролируется одним локусом (наследуется одним геном — моногенно). Если же расщепление не соответствует ожидаемому, то признак наследуется более сложно.

Дигибридное скрещивание при неполном доминировании

Дигибридным называют скрещивание, при котором родительские формы различаются состоянием двух признаков и во втором поколении гибриды расщепляются по двум локусам.

Закономерности наследования нагляднее просматриваются на простом примере дигибридного скрещивания, когда исследуемые локусы расположены в разных парах хромосом (не сцеплены), отсутствует неаллельное взаимодействие генов при неполном доминировании в обоих локусах, что позволяет различать гомозиготы и гетерозиготы по фенотипу.

Так, у земляники от скрещивания растений, имеющих белые ягоды и несросшиеся чашелистики, с растениями с красными ягодами и сросшимися чашелистиками возникают в первом поколении растения, характеризующиеся розовой ягодой и промежуточной чашечкой. Во втором поколении происходит расщепление на 9 фенотипических классов со всеми возможными сочетаниями состояний двух признаков в соотношении примерно 4:2:2:2:2:1:1:1:1.

Теоретический анализ скрещивания проводят с использованием генных формул, обозначив локусы, контролирующие окраску ягоды и форму чашечки, буквами *A* и *B* соответственно.

Материнские растения представлены гомозиготами по рецессивным аллелям двух локусов и имеют генную формулу $aabb$, отцовские — гомозиготны по полностью доминантным аллелям этих же двух локусов и им соответствует генная формула $\overline{A}\overline{A}\overline{B}\overline{B}$. В форме дроби эти же формулы выглядят следующим образом: $\frac{a}{a} \frac{b}{b}$ и $\frac{\overline{A}}{\overline{A}} \frac{\overline{B}}{\overline{B}}$.

Отдельная двойная черта для каждой пары аллелей в этих формулах обозначает, что разные локусы находятся в разных негомологичных хромосомах. Это общепринятое правило. Для наглядности гомологичные, но генотипически разные хромосомы изображены линиями одинаковой длины, но разной толщины, разные негомологичные хромосомы изображены линиями разной длины (табл. 4).

4. Теоретический анализ дигибридного скрещивания при неполном доминировании на примере признаков "окраска ягоды" и "форма чашечки" у земляники

PP	генотип	$\varphi \frac{a}{a} \frac{b}{b} \times \sigma \frac{\bar{A}}{\bar{A}} \frac{\bar{B}}{\bar{B}}$
	фенотип	белая ягода, чашелистики несросшиеся красная ягода, чашелистики сросшиеся
Гаметы PP		$\varphi \frac{a}{a} \frac{b}{b} + \sigma \frac{\bar{A}}{\bar{A}} \frac{\bar{B}}{\bar{B}}$
F ₁	генотип	$\frac{\bar{A}}{a} \frac{\bar{B}}{b}$
	фенотип	розовая ягода, промежуточная чашечка

Для заполнения этой таблицы нужно вывести генные формулы гамет родителей и первого поколения гибрида, что делают путем рассмотрения поведения хромосом в мейозе и при кариогамии. Во время мейоза, например, у материнских растений гомологичные хромосомы, которые схематически изображены чертами одинаковой длины, конъюгируют и в результате анафазного расхождения при первом делении попадают в разные интеркинетические ядра, затем споры и, наконец, в разные гаметы. В результате каждая из гамет получает по одной хромосоме из каждой пары, а так как гомологичные хромосомы по рассматриваемым локусам генотипически тождественны, то и все гаметы будут одного генотипа. Мужские гаметы формируются аналогичным образом.

При кариогамии гомологичные, но генотипически разные хромосомы женских и мужских гамет объединяются в зиготе. Генная формула $\bar{A}a\bar{B}b$ расшифровывается словами "гетерозигота по двум локусам", или "дигибрид", или "дигетерозигота", "гетерозигота по генам A и B".

Для теоретического анализа расщепления дигибрида важно сначала рассмотреть гаметическое расщепление и вывести генные формулы

гамет. Гомологичные хромосомы, в которых локализованы пары аллелей $\bar{A}a$ и $\bar{B}b$, будут конъюгировать в профазе первого деления мейоза и, разойдясь во время анафазы, попадут в разные гаметы, что приведет к расхождению по отдельным гаметам разных аллелей генов. Но расхождение каждой пары хромосом будет происходить независимо от другой пары, поэтому аллель \bar{A} может оказаться в одной гамете либо с аллелем \bar{B} , либо с аллелем b . Аллель a тоже может оказаться в одной гамете либо с аллелем \bar{B} , либо с аллелем b . Следовательно, дигибрид может образовать четыре типа гамет: 1) $\bar{A}\bar{B}$, 2) $\bar{A}b$, 3) $a\bar{B}$, 4) ab . Вероятность возникновения любого из четырех сочетаний аллелей одинакова, поэтому эти четыре типа гамет количественно возникают в равном соотношении. Все это одинаково справедливо и для женских, и для мужских гамет.

При возникновении второго поколения дигибрида от самоопыления или от пересыпания разных растений первого поколения мужские и женские гаметы при оплодотворении могут комбинироваться друг с другом во всех возможных сочетаниях, что наглядно изображено в решетке Пеннета (табл. 5).

5. Теоретический анализ расщепления дигибрида при неполном доминировании на примере признаков "окраска ягоды" и "форма чашечки" у земляники

Гаметы F_1 ♀ \n ♂	\bar{A} \bar{B}	\bar{A} b	a \bar{B}	a b
\bar{A} \bar{B}	$\frac{\bar{A}}{\bar{A}}$ $\frac{\bar{B}}{\bar{B}}$	$\frac{\bar{A}}{\bar{A}}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{\bar{B}}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$
\bar{A} b	$\frac{\bar{A}}{\bar{A}}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{\bar{A}}{\bar{A}}$ $\frac{b}{b}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{b}{b}$
a \bar{B}	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{\bar{B}}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{a}{a}$ $\frac{\bar{B}}{\bar{B}}$	$\frac{a}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$
a b	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{\bar{A}}{a}$ $\frac{b}{b}$	$\frac{a}{a}$ $\frac{\bar{B}}{b}$	$\frac{a}{a}$ $\frac{b}{b}$

Из приведенных в решетке данных видны повторяющиеся комбинации гамет при возникновении генотипов второго поколения, которые можно суммировать с указанием частоты встречаемости разных генотипов и соответствующих им фенотипов. При этом применяют строчную форму написания гениных формул (табл. 6).

6. Характеристика генотипических и фенотипических классов во втором поколении дигибрида при неполном доминировании на примере признаков "окраска ягоды" и "форма чашечки" у земляники

№ пп.	Генотипические классы	Расшифровка генных формул	Фенотип		
			окраска ягоды	чашечка	частота встречаемости
1	$\overline{A}\overline{A}\overline{B}\overline{B}$	Гомозигота по доминантным аллелям генов <i>A</i> и <i>B</i>	Красная	Сросшаяся	1
2	$\overline{A}\overline{A}Bb$	Гомозигота по доминантным аллелям гена <i>A</i> и гетерозигота по гену <i>B</i> (моногибрид по гену <i>B</i>)	Красная	Промежуточная	2
3	$\overline{A}a\overline{B}\overline{B}$	Гетерозигота по гену <i>A</i> и гомозигота по доминантным аллелям гена <i>B</i> (моногибрид по гену <i>A</i>)	Розовая	Сросшаяся	2
4	$\overline{A}aBb$	Гетерозигота по двум генам (дигибрид или дигетерозигота)	Розовая	Промежуточная	4
5	$\overline{A}\overline{A}bb$	Гомозигота по доминантным аллелям гена <i>A</i> и по рецессивным аллелям гена <i>B</i>	Красная	Несросшаяся	1
6	$\overline{A}abb$	Гетерозигота по гену <i>A</i> и гомозигота по рецессивным аллелям гена <i>B</i> (моногибрид по гену <i>A</i>)	Розовая	Несросшаяся	2
7	$aa\overline{B}\overline{B}$	Гомозигота по рецессивным аллелям гена <i>A</i> и по доминантным аллелям гена <i>B</i>	Белая	Сросшаяся	1
8	$aa\overline{B}b$	Гомозигота по рецессивным аллелям гена <i>a</i> и гетерозигота по гену <i>B</i> (моногибрид по гену <i>B</i>)	Белая	Промежуточная	2
9	$aabb$	Гомозигота по рецессивным аллелям двух генов (двойной рецессив)	Белая	Несросшаяся	1

Как видно из таблицы 6, дигибрид теоретически расщепляется на 9 генотипических классов в соотношении 1:2:2:4:1:2:1:2:1. При неполном доминировании каждый генотипический класс имеет свой фенотип. Эти теоретические данные подтверждаются экспериментально. Самый многочисленный класс представлен вновь синтезированной дигетерозиготой *AaBb*, затем следуют 4 класса моногетерозигот. Самые малочисленные классы представлены гомозиготами по двум локусам и два из них представлены новыми, возникшими в результате скрещи-

вания рекомбинациями. Два локуса могут быть представлены гомозиготами только четырех типов: 1) $\bar{A}\bar{A}\bar{B}\bar{B}$, 2) $aabb$, 3) $\bar{A}\bar{A}bb$, 4) $aa\bar{B}\bar{B}$ — и все они создаются уже во втором поколении; в следующих поколениях никаких новых гомозиготных рекомбинаций не может возникнуть.

Гибридологический анализ при дигибридном скрещивании тоже заканчивается на изучении второго поколения. Теоретический анализ в других целях можно продолжить дальше. При получении следующих поколений от самоопыления представители каждого класса размножаются в сравнимых вероятностных отношениях, но гомозиготы остаются константными, а гетерозиготы расщепляются. Поэтому из поколения в поколение доля гомозигот увеличивается, а гетерозигот — уменьшается. При неограниченном размножении, что возможно только теоретически, этот процесс продолжался бы без конца. При ограничении размножения рано или поздно возникнет популяция, состоящая только из гомозигот четырех указанных выше типов за счет генетического дрефта. При полном доминировании рецессивные аллели фенотипически проявляются только в гомозиготном состоянии. Анализ показывает, что при полном доминировании дигибрид в этом случае теоретически должен расщепиться на четыре фенотипических класса в соотношении 9:3:3:1, что и происходит в действительности.

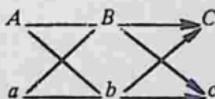
Используя фенотипические радикалы, можно выразить это такой общей формулой:

$$9J - W - + 3J - ww + 3iiW - + 1iiww, \text{ или} \\ 9JW + 3J + 3W + 1iw,$$

обозначив присутствие или отсутствие доминантных аллелей. При дигибридном скрещивании возможно сочетание разных типов аллельного взаимодействия двух генов.

Полигибридные скрещивания

Полигибридными называют такие скрещивания, при которых родительские особи различаются состоянием многих признаков и гибриды расщепляются во втором поколении по многим генам. Например, тригибридное скрещивание в генных формулах будет выглядеть так: $PP - \text{♀ } aabbcc \times \text{♂ } AABVCC$; гаметы $PP - \text{♀ } abc, \text{♂ } ABC$; $F_1 - AaBbCc$; гаметы F_1 определяют по схеме:



— $ABC, AbC, ABc, Abc, aBC, aBc, abC, abc$ — всего 8 типов гамет в равном соотношении (при отсутствии сцепления).

Если проделать механическую работу по определению соотношения генотипов и фенотипов F_2 , то в нем выявятся 27 генотипических классов, в том числе — 8 гомозиготных, из которых 6 будут рекомбинациями, 8 фенотипических классов (при полном доминировании) в соотношении: $27A-B-C- + 9A-B-cc + 9A-bbC- + 9aaB-C- + 3A-bbcc + 3aaB-cc + 3aabbC- + 1aabbcc$. Генотипические классы и их соотношение легко определить, перемножив генотипические классы F_2 дигибрида $AaBb$ на генотипические классы моногибрида Cc : ($1AABB + 2AABb + 2AaBB + 4AaBb + 1AAbb + 2Aabb + 1aaBB + 2aaBb + 1aabb$) \times ($1CC + 2Cc + 1cc$).

Сравнивая результаты моно-, ди- и тригибридных скрещиваний применительно к несцепленным локусам, можно выявить следующие общие закономерности: моногибрид дает два типа гамет и расщепляется на три генотипических класса, дигибрид дает 4 типа гамет (2^2) и расщепляется на 9 генотипических классов (3^2), тригибрид дает 8 типов гамет (2^3) и расщепляется на 27 генотипических классов (3^3). Следовательно, полигибрид, гетерозиготный по n локусам, дает 2^n типов гамет и расщепляется на 3^n генотипических классов. Понятно, что количество несцепленных локусов, взятых в генетический анализ, не может превышать числа хромосом в гаплоидном наборе изучаемого объекта.

На основе опытов с гибридами гороха Г. Мендель создал научные основы генетики. Сегодня принято считать, что он открыл законы генетики, хотя сам Г. Мендель ясно описанные им закономерности законами не называл, и они были сформулированы его последователями.

На основе наблюдений за первым поколением учеными было сформулировано, во-первых, такое правило наследования, как единообразие первого поколения, преобладание одного из состояний родительских признаков, названного доминантным (A), над другим — рецессивным (a); во-вторых, явление наследования признаков и свойств (расщепления) во втором поколении гибридов в определенном соотношении (3:1), при этом установлено независимое распределение признаков, случайное их комбинирование.

Г. Менделем было доказано, что каждый отдельный признак определяется соответствующим наследственным фактором, названным позже геном, который сохраняется в чистом виде в ряду поколений, не утрачивая своей индивидуальности. Оба пола в равной мере участвуют в передаче признаков и свойств потомству, редупликация равного числа хромосом и их редукция в мужских и женских половых клетках являются результатом действия специального механизма — мейоза. Наследственные факторы являются парными: один — материнский, другой — отцовский. Один из них может быть доминантным, другой — рецессивным. Это положение соответствует принципу аллелизма. Ген представлен минимум двумя аллелями.

Таким образом, открытые Г. Менделем правила наследования признаков и свойств в последующем позволили сформулировать законы генетики. Первый закон — о дискретности наследственной информации. Он лежит в основе теории гена. Второй закон — об относительном постоянстве единицы наследственной информации — гена; они не исчезают при гибридизации, а сохраняются в чистом виде в ряду поколений. Третий закон генетики — об аллельном состоянии гена (доминантность и рецессивность). Эти законы отражают содержание работ Г. Менделя и лежат в основе генетики.

Будучи математиком, Г. Мендель не мог не обнаружить, что закономерности развития гибридов подчиняются законам теории вероятностей. Применяв эти законы, Мендель блестяще доказал, что биология является не менее точной наукой, чем физика, химия, астрономия и другие.

Системы скрещиваний

В генетике и селекции применяются не только отдельные скрещивания, но и их системы.

Отдельное скрещивание, в котором принимают участие две формы (мать и отец), называют **парным**. Эти формы можно обозначить заглавными буквами русского алфавита, тогда схематически парное скрещивание можно представить так: $A \times B$ или $B \times A$, или $A \times D$ и так далее. Знаков ♀, ♂ для обозначения матери и отца можно не ставить, так как мать всегда записывают на первом месте.

Родительские формы можно менять местами. Например, при анализе моногибридного скрещивания в качестве материнской мы использовали гомозиготу по рецессивным аллелям, а в качестве отцовской — по доминантным: $aa \times AA$, — но это же скрещивание можно осуществить в другом варианте: $AA \times aa$. Различают эти два скрещивания, называя одно из них **прямым**, а другое **обратным**. Систему двух, прямого и обратного, скрещиваний обозначают термином **"реципрокные скрещивания"** ($A \times B$ и $B \times A$). Реципрокные скрещивания не отличаются по характеру наследования ядерных генов. Получаемые при этом гибриды отличаются только набором плазматических генов, так как цитоплазму гибрид преимущественно наследует от материнской особи.

Для решения ряда научно-генетических и практических селекционных задач особи первого поколения гибрида скрещивают с одной из родительских форм: $(A \times B) \times A$ или $(A \times B) \times B$. Скрещивание такого типа называют **возвратным**, или **беккроссом**. Гибридное поколение беккросса обозначают символом F_{β} . Иногда беккросс повторяют в течение нескольких поколений: $(A \times B) \times B \dots \times B \dots$. Такая система обозначается термином **"насыщающие (поглощающие) скрещивания"**. Установлено, что в результате 5–7 последовательных насыщающих

скрещиваний практически все хромосомы и ядерные гены насыщаемой формы вытесняются хромосомами и ядерными генами другого родителя. Цитоплазма насыщаемой формы при этом стойко наследуется, так как передается следующим поколениям преимущественно женской гаметой. В результате происходит как бы пересадка ядра из одной цитоплазмы в другую.

Если в системе последовательных скрещиваний принимают участие не две, а три или большее число форм, то такую систему обозначают термином "ступенчатые скрещивания". Схемы ступенчатых скрещиваний могут быть разными, например: $(A \times B) \times V$ или $(A \times B) \times (V \times \Gamma)$ и тому подобные.

Систему скрещиваний нескольких или многих форм с какой-нибудь одной иной формой — $A \times Я$, $B \times Я$, $V \times Я$ и так далее — обозначают термином "циклические скрещивания".

Когда все изучаемые сорта или линии (A, B, V, \dots) скрещивают друг с другом во всех возможных парных сочетаниях ($A \times B$, $A \times V \dots B \times A$, $B \times V \dots V \times A$, $V \times B \dots$), то такую систему называют полиаллельными (или диаллельными) скрещиваниями.

Скрещивание особей первого поколения гибридов в целях гбридологического анализа с особями, гомозиготными по рецессивным аллелям изучаемых локусов, называют анализирующими. В генных формулах выглядит оно так:

для моногибрида

PP		$Aa \times aa$
гаметы	♀	$1A + 1a, \sigma a$
F_{β}		$1Aa + 1aa;$

для дигибрида

PP		$AaBb \times aabb$
гаметы	♀	$1AB + 1Ab + 1aB + 1ab, \sigma ab$
F_{β}		$1AaBb + 1AaBb + 1aaBb + 1aabb.$

Потомство от анализирующего скрещивания любого гибрида расщепляется на такое число генотипических классов, которое равно числу типов гамет гибрида, и все эти классы выявляются фенотипически. Последнее наблюдается потому, что на фоне только рецессивных аллелей гамет анализирующей формы проявляются все (и доминантные, и рецессивные) аллели гамет гибридного организма. Анализирующее скрещивание позволяет определить генные формулы гамет особей, несущих доминантное состояние признаков, а следовательно, их генную формулу. В этом и заключается его смысл и название.

При осуществлении анализирующего скрещивания гибридный организм можно включить в скрещивание в качестве мужской особи (например, $aabb \times AaBb$ вместо $AaBb \times aabb$), что иногда удобно делать. Так, если первое поколение гибрида представлено очень неболь-

шим числом малопродуктивных растений, то иногда от них лучше брать пыльцу, что обеспечит получение значительно более многочисленного потомства.

Анализирующее скрещивание моногибрида — всегда беккросс с одним из родителей: $(aa \times AA) \times aa$ или $(AA \times aa) \times aa$.

Дигибрид может возникнуть от скрещивания гомозигот по рецессивной аллели одного локуса и по доминантной — другого: $aaBB \times AA\text{вв}$. В таком случае анализирующее скрещивание будет частным случаем ступенчатых скрещиваний $(aaBB \times AA\text{вв}) \times a\text{авв}$. Последнее относится и к анализу более сложных полигибридов.

Множественный аллелизм

Наличие в популяции трех и более аллелей одного гена называют множественным аллелизмом. Три или большее число аллелей одного гена составляют серию множественных аллелей. Разные аллели одной серии в генных формулах обозначают одинаковыми буквами с разными цифровыми или буквенными индексами.

Множественный аллелизм предполагается при обнаружении в популяции многих состояний одного признака и точно устанавливается методом гибридологического анализа путем полиаллельных скрещиваний гомозиготных форм, отличающихся по изучаемому признаку. Расщепление всех полученных гибридов по фенотипу в отношении 3:1 или 1:2:1 свидетельствует об аллелизме. Всякий отличный от этого характер расщепления будет говорить о другой генетической сущности изучаемого признака.

Например, у кукурузы обнаружен локус, контролирующей совместно с другими локусами антоциановую окраску алейронового слоя эндосперма. Этот ген представлен серией множественных аллелей. Ниже дается фенотипическая характеристика некоторых из них.

- R^r — ровная антоциановая окраска всего алейронового слоя;
- R^{nj} — ровная антоциановая окраска только апикальной части зерновки;
- R^{mb} — антоциановая окраска в виде мраморного рисунка;
- R^{st} — крапчатая антоциановая окраска;
- r^q — отсутствие антоциановой окраски.

В рассматриваемой серии представлено полное доминирование, и аллели перечислены здесь с учетом соотношения доминантности. R^r доминирует над всеми остальными аллелями серии. R^{nj} доминирует над любым из перечисленных ниже, но является рецессивным по отношению к R^r . R^{mb} рецессивен по отношению ко всем, перечисленным выше, и доминантен по отношению к перечисленным ниже. И так далее. Поэтому, к примеру, гетерозигота $R^{nj} R^{st}$ фенотипически харак-

теризуется ровной антоциановой окраской апикальной части зерновки и расщепляется на два фенотипических класса (ровная антоциановая окраска апикальной части зерновки и крапчатая антоциановая окраска всей зерновки) в соотношении 3:1. Такая закономерность проявляется у всех других гетерозигот.

Рассмотренный признак эндосперма зависит от генотипа самого эндосперма, а не материнского организма. Поэтому расщепление по окраске зерновок наблюдается в початках, образующихся на растениях первого поколения гибрида. Эндосперм является триплоидным и в генных формулах его по три аллеля. Два из них имеют материнское происхождение и должны быть одинаковыми, так как центральная клетка зародышевого мешка, выполняющая роль женской гаметы, является диплоидной и гомозиготной, потому что происходит от слияния двух гаплоидных ядер зародышевого мешка. Расщепление в F_2 применительно к обсуждаемому примеру выглядит в генных формулах следующим образом:

Гаметы F_1 : ♀ $R^{nj} R^{nj}$; $R^{st} R^{st}$; ♂ R^{nj} ; R^{st} .

Расщепление		по генотипу:	$R^{nj} R^{nj} R^{nj} + R^{nj} R^{nj} R^{st} + R^{nj} R^{st} R^{st} +$ $+ R^{st} R^{st} R^{st};$
F_2		по фенотипу:	ровная антоциановая окраска апикальной части зерновки (3); крапчатая антоциановая окраска (1), то есть 3:1.

Триплоидность эндосперма при полном доминировании не изменяет закономерности расщепления по фенотипу, поэтому ею можно в аналогичных случаях пренебрегать.

В качестве примера серии аллелей, не проявляющих доминирования, можно привести ген, который контролирует форму седоватых пятен на листьях клевера ползучего. Серия представлена десятью аллелями. Гомозигота по каждой аллели фенотипически характеризуется специфической формой седоватых пятен на листьях. У гетерозигот проявляются пятна, свойственные обоим аллелям, и расщепляются они на три фенотипических класса в соотношении 1:2:1.

В заключение рассмотрим гаметофитную систему самонесовместимости, которая предотвращает самооплодотворение у душистого табака (аналогичная система встречается у многих других перекрестно-опыляющихся растений) и состоит из большого числа (свыше 40) множественных аллелей. Они обозначаются буквой S с разными цифровыми индексами: S^1 , S^2 , S^3 ... Каждая особь бывает гетерозиготной и имеет пару каких-нибудь аллелей, скажем, $S^5 S^9$. Эта гетерозигота образует пыльцевые зерна двух генотипов: S^5 и S^9 , которые не могут прорасти на рыльце, обладающем такими же аллелями, благодаря чему самооплодотворение исключается. Пыльцевые зерна, имеющие остальные

ся выведенной ранее формулой фенотипических радикалов. Расщепление в F_2 соответствует: $9C - R^r - + (3C - r^A r^q + 3 ccR^r - + 1ccr^q r^q)$ или 9 (антоциановый алейрон) : 7 (белый алейрон).

Белая окраска алейронового слоя эндосперма объясняется тем, что для синтеза антоциана необходимы все звенья последовательно протекающих биохимических реакций. Только совместная активность доминантных аллелей двух локусов обеспечивает синтез необходимого пигмента. Отсутствие C или R^r не дает антоциановой окраски алейрона.

Возможна ситуация, при которой доминантные аллели комплементарных генов имеют другой фенотипический эффект. Рецессивные гены в гомозиготном состоянии тоже могут специфически проявляться в фенотипе. Расщепление по фенотипу в таких случаях будет более сложным, чем 9:7. Экспериментальные данные подтверждают эти предположения. Приведем сначала пример самостоятельного проявления одного из доминантных комплементарных аллелей.

У лука окраска луковицы контролируется двумя генами с комплементарным взаимодействием. Разные сочетания доминантных и рецессивных аллелей этих локусов при расщеплении в F_2 проявились по фенотипическим радикалам следующим образом:

$$9A-B- + 3A-bb + (3aaB- + 1aabb)$$

(красная) (желтая) (белая луковица).

В качестве примера самостоятельного одинакового фенотипического проявления доминантных аллелей обоих комплементарных генов и их рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии может служить форма плода у тыквы: дисковидная, сферическая и удлиненная. Расщепление дигетерозиготы в F_2 по фенотипическим радикалам будет иметь вид:

$$9A-B- + (3A - bb + 3aaB -) + 1aabb;$$

(дисковидно- + (сферически- + (удлинненно-
плодные) плодные) плодные).

В заключение рассмотрим пример специфического фенотипического проявления каждого из генов в доминантном состоянии. У томатов признак "окраска плода" наследуется при взаимодействии генов R и T . При скрещивании растений с оранжевыми плодами ($RRtt$) с растениями с желтыми плодами ($rrTT$) первое поколение имеет красные плоды. Расщепление дигетерозиготы в F_2 имеет следующий вид по фенотипическим радикалам:

$$9R-T- + 3R-tt + 3rrT- + 1rrtt.$$

(красные) (оранжевые) (желтые) (желто-оранжевые).

Это напоминает расщепление дигибрида при отсутствии неаллельного взаимодействия. Но имеется и существенная разница: при нали-

чи комплементарного взаимодействия фенотипические классы отличаются только по одному признаку, при отсутствии неаллельного взаимодействия — по двум.

Часто отдельные признаки контролируются не двумя, а тремя и большим числом генов, но при гибридологическом анализе комплементарности полигибридные скрещивания, как правило, не применяют, так как возникают сложные, трудно поддающиеся расшифровке отношения в расщепляющихся поколениях. Гены изучают попарно в дигибридных скрещиваниях на фоне гомозиготного и доминантного состояния всех остальных локусов. Например, антоциановая окраска алейрона кукурузы определяется не двумя, а большим числом генов.

Анализ наследования при комплементарном взаимодействии генов позволяет объяснить давно обнаруженное селекционерами явление возврата к признакам диких предков при скрещивании культурных форм (реверсия, или атавизм). Очевидно, в процессе филогенеза культурных форм многие из комплементарных аллелей "разошлись" по разным сортам и породам или возникли их мутации. При межсортных и межпородных скрещиваниях возможны прежние сочетания аллелей. Действительно, большинство генотипических комплементарных признаков — атавистические: окрашенные плоды у растений, серая окраска шерсти у животных и другие.

Эпистаз

Эпистазом называют явление подавления фенотипического проявления аллелей одного гена доминантными или рецессивными аллелями другого гена. При этом подавляющий ген называют эпистатичным, а подавляемый — гипостатичным.

Если аллельное доминирование схематически обозначить формулой $A > a$, то эпистаз по аналогии можно отразить формулами $A- > B-$ и $A- > bb$. В зависимости от того, обладают ли рецессивные аллели гипостатичного локуса собственным действием или они являются аморфными, наблюдается два типа расщепления гибридов по фенотипу: в отношении 12:3:1 и 13:3. В соответствии с этим ниже приводим два разных примера.

У тыквы желтая окраска плода контролируется гипостатичным геном. Доминантный аллель этого гена Y — обуславливает желтую окраску, а рецессивный в гомозиготном состоянии yy — зеленую. Доминантный эпистатичный аллель W — другого гена подавляет проявление гипостатичных аллелей, и у всех особей с генотипами $W-Y-$, $W-yy$ образуются неокрашенные (белые) плоды.

Дигибрид расщепляется в F_2 по фенотипическим радикалам:

$(9 W- Y- + 3 W- yy) + 3 wwY- + 1 wwyy$ или

$12 W- + 3 wwY- + 1 wwyy$, или по фенотипу —

12 белых : 3 желтых : 1 зеленый плод.

У кукурузы известен эпистатичный ген I , подавляющий действие одного из комплементарных генов антоциановой окраски алейрона C и i , следовательно, растение с генотипом $IICCR'R'$ имеет неокрашенный алейрон, несмотря на наличие комплементарных аллелей C и R' .

Дигибрид по локусам C и I , гомозиготный по другим генам окраски алейрона, расщепляется в F_2 по фенотипическим радикалам на $9C-I- + 3ccI- + 1ccii + 3C-ii$, по фенотипу — на 2 класса в соотношении 13 (неокрашенный алейроновый слой) : 3 (окрашенный алейроновый слой).

Полимерия и трансгрессия

Полимерией называют такой тип неаллельного взаимодействия, при котором степень выраженности признака определяется несколькими однозначными генами, действие которых суммируется. Такие гены называют полимерными, или множественными (сокращенно полигенами). В формулах их обозначают одинаковыми буквами с разными цифровыми индексами.

Полигены обычно контролируют проявление количественных признаков. В некоторых сравнительно редких, но простых случаях количественный эффект полигенов не обнаруживается, и независимо от числа доминантных аллелей в генотипе фенотипическое выражение их одинаково. Например, у пастушьей сумки форма плода контролируется двумя полигенами. Наличие в генотипе хотя бы одной из четырех доминантных аллелей обуславливает треугольную форму плода. Гомозигота по рецессивным аллелям обоих локусов имеет плоды яйцевидной формы. Такая генетика признака определяет своеобразное его наследование: в F_2 расщепление происходит на два фенотипических класса в соотношении 15:1. Произведем теоретический анализ соответствующего дигибрида.

PP	генотип	$T_1T_1T_2T_2$	×	$t_1t_1t_2t_2$
	фенотип	треугольные плоды		яйцевидные
Гаметы PP —		♀ T_1T_2		♂ t_1t_2
F_1	генотип	$T_1t_1T_2t_2$		
	фенотип	треугольные		

Расщепление в F_2 по фенотипическим радикалам имеет вид: $15T- + 1t_1t_1t_2t_2$, или 15 (треугольные) : 1 (яйцевидные).

В примере с пастушьей сумкой мы наблюдаем аналогию с полным доминированием. При полимерии чаще бывает неполное доминирование и проявляется количественный эффект действия полигенов. В таких случаях говорят об активных аллелях полигенов. Чем больше доминантных аллелей полигенов содержится в генотипе, тем с большей силой

проявляется в фенотипе соответствующее свойство, например интенсивность окраски или содержание жира, или величина плодов и тому подобное. Так, у кукурузы число рядов зерен в початке контролируется двумя полигенами. Гомозигота по рецессивным аллелям имеет 8 рядов зерен, по доминантным — 16. Гетерозигота по обоим генам имеет 12 рядов зерен.

PP	генотип	$a_1a_1a_2a_2$	×	$A_1A_1A_2A_2$
	фенотип	8 рядов		16 рядов зерен
Гаметы	PP -	♀ a_1a_2		♂ A_1A_2
F ₁	генотип			$A_1a_1A_2a_2$
	фенотип			12 рядов зерен

В F₂ происходит расщепление на 5 фенотипических классов, различающихся по числу рядов зерен в початке (16, 14, 12, 10, 8), в соотношении 1:4:6:4:1 (табл. 7).

7. Расщепление дигбрида во втором поколении при кумулятивной полимерии на примере признака "число рядов зерен в початке" у кукурузы

Генотипические классы				Фенотипические классы		
№ пп.	генная формула	частота	число доминантных аллелей	№ пп.	число рядов зерен в початке	частота
1	$A_1A_1A_2A_2$	1	4	1	16	1
2	$A_1A_1A_2a_2$	2	3	2	14	4
3	$A_1a_1A_2A_2$	2				
4	$A_1a_1A_2a_2$	4	2	3	12	6
5	$A_1A_1a_2a_2$	1				
6	$a_1a_1A_2A_2$	1	1	4	10	4
7	$A_1a_1a_2a_2$	2				
8	$a_1a_1A_2a_2$	2	0	5	8	1
9	$a_1a_1a_2a_2$	1				

Из анализа таблицы 7 следует, что действие каждого доминантно-го аллеля полигена изменяет фенотип на 2 ряда зерен. При увеличении числа этих аллелей в генотипе их действие суммируется. Такой эффект называют аддитивным, а соответствующий вид взаимодействия генов —

кумулятивной полимерии возникают особи с более сильными классами, табл. 7) и более слабым выражением признака, чем у родителей.

В данном случае появления с более сильным или слабым в родителем

обусловленное специфичным наследованием полимерных генов, называют **трангрессией**. Различают положительную трангрессию (выщепление особей с более сильным проявлением количественных признаков) и соответственно отрицательную. Частота трангрессивных особей бывает небольшой: тем меньшей, чем большее число локусов контролирует признак. В некоторых случаях трангрессия не обнаруживается, а если крайние фенотипы имеют состояние признака, приближающееся к среднему его значению у родителей, то такое явление называют **регрессией**. Последняя объясняется тем, что некоторые из полигенов могут обладать сравнительно большим или полным доминированием.

При наличии в F_2 регрессии трангрессивные формы можно получить только в более высоких поколениях путем многократного отбора особей с крайними выражениями признака.

Проявление количественных признаков подвержено сильному влиянию условий внешней среды. Так, в рассмотренном выше примере (табл. 7) особи первого генотипического класса, попав в плохие условия (затенение, неплодородная почва, повреждение вредителями, заболевание и тому подобное), могут оказаться в несоответствующем фенотипическом классе, то есть сформировать початки с меньшим числом рядов зерен, чем 16. Поэтому даже в самых простых опытах по кумулятивной полимерии трудно получить данные, которые в достаточной степени соответствовали бы ожидаемым.

Вопрос усложняется тем, что подавляющее большинство количественных признаков контролируется значительным числом полигенов со слабым фенотипическим эффектом. В таких случаях модификация перекрывает генотипические различия, и расщепляющееся потомство гибридов разбить на фенотипические классы нельзя. Поэтому генетика сложных полигенных признаков изучается с помощью специальных статистических методов. Установлено, что в первом поколении гибридов среднее выражение признака обычно бывает промежуточным по сравнению с родителями, а отклонения от среднего не превышают отклонения у родителей. Иногда средние показатели гибрида сдвигаются в сторону одного из родителей.

8. Частоты фенотипических классов второго поколения при разном числе полигенов, по которым идет расщепление.

Число генов, по которым идет расщепление	Число активных (+) и неактивных (-) аллелей										Число особей	
	n-5	n-4	n-3	n-2	n-1	n	n+1	n+2	n+3	n+4		n+5
1					1	2	1					4
2				1	4	6	4	1				16
3			1	6	15	20	15	6	1			64
4		1	8	28	56	70	56	28	8	1		256
5	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	1024

При полимерии возможно аллельное взаимодействие по типу доминирования и по типу кодоминирования. В первом случае признак определяется суммарным (аддитивным) действием генов, во втором случае — активных аллелей. При аддитивном действии активных аллелей частоты фенотипических классов во втором поколении соответствуют коэффициентам разложенного бинома Ньютона $(p + q)^n$, где n равно числу аллелей, по которым различаются взятые в скрещивание родительские формы (табл. 8).

При полимерии количество особей, отражающих число сочетаний разных типов гамет первого поколения гибрида, равно сумме частот фенотипических классов, что аналогично моно-, ди- и полигибридным скрещиваниям. В этой связи частота крайних классов, как это видно из таблицы 8, равна единице, деленной на сумму всех частот фенотипических классов второго поколения или вариационного ряда. Например, для моногибрида частота одного из крайних в вариационном ряду фенотипов будет равна $1/4$, или $(\frac{1}{2})^2$, где степень отражает количество активных аллелей и соответствует степени бинома Ньютона $(p + q)^2$, так как каждый ген у диплоидов представлен двумя аллелями в зиготе.

На этой закономерности основан способ определения степени полимерии, то есть количества аллелей, по которым идет расщепление. В таблице 8 степень полимерии для частоты крайних фенотипов $1/16$ равна 4, для $1/64$ — 6, для $1/256$ — 8 и т. д.

Модифицирующее действие генов и плейотропия

Модифицирующим действием генов называют явление усиления или ослабления проявления основного гена под действием других генов. Гены, модифицирующие проявление других генов, называют модификаторами, причем ослабляющие проявление других генов — ингибиторами, или супрессорами, а усиливающие — интенсификаторами.

Например, у кукурузы имеется locus, модифицирующий проявление генов антоциановой окраски алейрона. Если в состав генотипа входят все комплементарные гены окраски и доминантная аллель модификатора P_r , то окраска алейрона будет пурпурной. Рецессивная аллель этого локуса p_r в гомозиготном состоянии модифицирует окраску алейрона в красную.

У кукурузы хорошо изучен locus, контролирующий накопление в эндосперме каротина (провитамина А) и обуславливающий цвет основной (внутренней) части эндосперма. Доминантная аллель этого локуса Y определяет желтый цвет эндосперма, а рецессивная y в гомозиготном состоянии — белый (отсутствие каротина). Формы кукурузы, гомозиготные по аллели желтой окраски, различаются по интенсивности окраски, что объясняется наличием в генотипах разных генов-модификаторов (интенсификаторов или ингибиторов).

Рассмотрение модифицирующего действия генов приводит к выводу, что подразделение неаллельного взаимодействия генов на типы является условным. Действительно, пурпурную окраску алейрона у кукурузы можно рассматривать как эффект комплементарного взаимодействия генов, обусловленный совместной работой генов антоциановой окраски *C* и *Pt*. Эпистатичные гены можно рассматривать как проявление генов-ингибиторов. Поэтому часто неаллельное взаимодействие генов не подразделяется на типы, и понятие "неаллельное взаимодействие генов" заменяют понятием "модифицирующее действие", или "эпистаз". При этом отдельные типы неаллельного взаимодействия генов не прекращаются. Объединение всех типов неаллельного взаимодействия удобно при математическом абстрагировании.

Явление одновременного влияния одного гена на состояние нескольких признаков организма называют **плейотропией**. Такие эффекты чаще бывают слабыми, но имеется много примеров ярко выраженного плейотропного действия генов. Так, ген пурпурной окраски цветков гороха определяет также развитие антоциановых пятен в пазухах листьев и серо-бурой окраски семенной оболочки.

Плейотропия иногда связана с комплементарностью или множественным аллелизмом, что затрудняет ее выявление. Уже известные нам гены антоциановой окраски кукурузы, определяющие совместно с геном *Pt* пурпурную окраску алейрона, в комплексе с другим геном обуславливают окраску вегетативных органов. Один из комплементарных локусов антоциановой окраски кукурузы *R* представлен серией множественных аллелей, многие из которых различаются в основном по плейотропному эффекту. Так, аллель R^f определяет антоциановую окраску и алейрона, и пыльников. Аллель R^f обуславливает антоциановую окраску только алейрона, а пыльники при наличии этой аллели в генотипе бывают зелеными. Третья аллель R^{nj} фенотипически проявляется антоциановой окраской алейрона, зародыша и зеленой окраской пыльников. Выявлено еще 5 аллелей этого локуса, которые тоже имеют плейотропное действие.

Плейотропный эффект некоторых генов может быть отрицательным и вызывает ослабление жизнеспособности. От скрещивания некоторых зеленолистных форм табака с желтолистными возникают зеленолистные гибриды, расщепляющиеся на зеленолистные и желтолистные фенотипические классы в соотношении 3:1. Но это соотношение можно установить только путем анализа растений второго поколения на стадии проростков по окраске семядольных листьев. На более поздних стадиях это соотношение изменяется в сторону зеленолистных растений из-за меньшей выживаемости желтолистных. У некоторых животных известны случаи даже полного выпадения генотипического класса вследствие гибели соответствующих особей в эмбриональный период. Так, в эмбриональной стадии гибнут гомозиготы по доминантным аллелям,

определяющим платиновую окраску у лисич. Подобные явления известны и у растений.

Иногда плейотропные действия проявляются в виде изменения скорости роста пыльцевых трубок. Например, у энотеры известен локус, контролирующий цвет прожилок листьев и скорость роста пыльцевых трубок. Доминантная аллель этого локуса R определяет красные прожилки и быстрый рост пыльцевых трубок, а рецессивная r — белые прожилки и медленный рост пыльцевых трубок. Понятно, что моногибрид по этому локусу будет расщепляться в F_2 на два фенотипических класса (красные и белые прожилки) в ином соотношении, чем 3:1, вследствие большей конкурентной способности пыльцевых трубок, несущих аллель красных прожилок.

Изогенные линии и аналоги

Потомство, полученное от самоопыления одного растения, гомозиготного по всем локусам, называют линией. Характеризуется она тем, что все ее особи генотипически тождественны и не расщепляются при размножении, то есть линия генетически однородна и константна. Практически линии получают путем многократно повторяющегося самоопыления и отбора до достижения однородности и константности по признакам.

Линии, отличающиеся друг от друга генотипическим состоянием одного гена, называют изогенными аналогами. Создают их следующим образом. Предположим, что имеется изогенная белозерная линия кукурузы (yy) и надо вывести ее изогенный желтозерный аналог (YY). Берут любое желтозерное растение и скрещивают с изогенной белозерной линией ($YY \times yy$). Полученный желтозерный гибрид (Yy) снова скрещивают с белозерной изогенной линией, аналог которой создают ($Yy \times yy$). От этого анализирующего по отношению к локусу окраски зерна скрещивания возникает два фенотипических класса особей в соотношении примерно 1:1 (YY — желтозерные и yy — белозерные). Отбирают только желтозерные особи и вовлекают их в третье насыщающее скрещивание ($Yy \times yy$). В потомстве от последнего скрещивания вновь отбирают желтозерные формы для четвертого насыщения. Так отбор на желтозерность и насыщение отобранных особей продолжают до тех пор, пока не будет получена линия, ничем не отличающаяся от исходной (изогенной белозерной), за исключением желтой окраски зерна (рис. 18).

Как уже говорилось, при насыщающих скрещиваниях происходит замещение хромосом насыщаемой линии хромосомами насыщающей. В конечном итоге, по существу, происходит пересадка в генотип белозерной изогенной линии гена желтозерности. "Чистота" этой операции зависит от числа насыщений. В целях практической селекции достаточ-

но 5–6 насыщений, для точных генетических исследований — 10–12.

По окончании насыщающих скрещиваний локус окраски зерновки находится в гетерозиготном состоянии. Для перевода гена желтой окраски в гомозиготное состояние осуществляют переопыление отобранных по желтозерности особей от последнего насыщающего скрещивания или самоопыление их ($Yy \times Yy$). В результате в следующем поколении происходит типичное для моногибрида расщепление на два фенотипических и три генотипических класса ($YY + 2Yy + yy$). Все растения, выросшие из желтых зерен, составляющие два внешне неразличимых генотипических класса, самоопыляют и проверяют по потомству. По отсутствию расщепления распознают потомство гомозиготных по гену желтой окраски растений (YY). Семена всех растений с генотипом YY объединяют и составляют материал желтозерного изогенного аналога белозерной изогенной линии.

Более сложной является задача замещения доминантной аллели на рецессивную. Рассмотрим создание белозерного изогенного аналога желтозерной изогенной линии кукурузы.

В этом случае в качестве донора берут белозерное растение кукурузы. Задача также решается путем сочетания насыщающих скрещиваний и отбора.

Первое насыщение: $P_1 - yy \times YY \quad F_1 - Yy$
(белое) (желтое) (желтое).

Второе насыщение: $P_2 - Yy \times YY \quad F_2 - Yy + YY$
(желтое) (желтое) (желтое) (желтое).

От второго насыщения возникают организмы двух генотипических классов, фенотипически не различающихся между собой. В этом заключается сложность работы. Для следующего насыщения необходимо отобрать только гетерозиготные организмы (Yy), которые содержат гены донора (y), что можно сделать путем определения генотипа каждой особи F_2 по потомству от самоопыления. Таким образом, потомство от возвратного скрещивания нужно одновременно и насыщать, и самоопылять. Такую задачу удобнее решить, если для третьего насыщения уже дважды насыщенный материал использовать в качестве отцовского. При этом часть пыльцы каждой особи F_2 используют для самоопыления в целях проверки по потомству методом гибридологического анализа, а другую часть — для третьего насыщения.

Самоопыление позволяет выявить гетерозиготные особи F_2 . Если в початках от самоопыления возникнут только желтые зерна, то это будет показателем гомозиготности растения по гену желтозерности ($YY \times YY \rightarrow YY$). Если в самоопыленных початках возникнут и желтые, и белые зерна в соотношении примерно 3:1, то это будет показателем гетерозиготности растения по локусу окраски зерновки ($Yy \times Yy \rightarrow YY + 2Yy + yy$).

Так как во время цветения данные о генотипах растений F_{β} еще не будут получены, для третьего насыщения приходится использовать пыльцу всех растений, хотя уже заранее известно, что примерно половина работы по насыщению проводится с нежелательными генами. Для того чтобы во время созревания после получения необходимых данных о генотипе опылителей можно было осуществить отбор, пыльцу от каждого из растений F_{β} используют отдельно. Следовательно, третье насыщение проводят в двух генетически разных (по отношению к локусу окраски зерна) вариантах.

Третье насыщение:

первый вариант: $P_3 - YY \times Yy$ $F_{\beta} - YY + Yy$
 (желтые) (желтые) (желтые) (желтые);

второй вариант: $P_3 - YY \times YY$ $F_{\beta} - YY$
 (желтые) (желтые) (желтые).

Во время уборки все семена, полученные от второго варианта опыления, бракуют, так как генотипы растений, от которых брали пыльцу для опыления, уже выявлены. Что касается семян от первого варианта опыления, то с ними продолжают работу по отбору и насыщению точно таким же образом, как со всеми семенами второго насыщения, и так работу продолжают до достижения нужной степени насыщения.

Для завершения работы весь незабракованный материал от последнего насыщения самоопыляется, выщепившиеся белые семена объединяют и составляют белозерный изогенный аналог желтозерной линии (рис. 19).

Наряду с изогенными линиями, существуют линии по отдельным или группам признаков. Если необходимо поддерживать константным какое-либо состояние признака, создают гомозиготную по этому признаку группу особей, представляющую собой линию. При моногенном наследовании этого признака такая линия будет моногенной. Как правило, линии такого типа являются однородными по морфотипу, но не обязательно однородны по генотипу. Одинаковые состояния других генов этих линий могут повторяться у небольшого числа их особей. Так, у сорта Саратовская 29, представляющего собой линию по отсутствию остей, почти половина особей несет доминантные аллели гена гибридной карликовости D_2 , другая же половина по этому гену является рецессивной.

Практически число линий по одному гену зависит от числа его аллелей. Ген, представленный парой аллелей (Aa), может контролировать формирование особей двух линий AA и aa . Нередко состояние криптомерных признаков при создании линий не учитывают. Именно поэтому, а также в связи с постоянно имеющим место мутагенезом, изогенные линии практически не существуют. Даже при удвоении числа

ГЛАВА 6. НАСЛЕДОВАНИЕ СЦЕПЛЕННЫХ ГЕНОВ

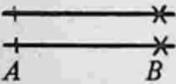
При дигибридном скрещивании в наших примерах оба гена располагались в разных негомологичных хромосомах. В этом случае при полном доминировании F_2 расщепляется на 4 фенотипических класса в соотношении 9:3:3:1. Анализирующее скрещивание для дигбрида дает также 4 фенотипических класса в соотношении 1:1:1:1. Гены, расположенные в разных негомологичных хромосомах, называют не сцепленными.

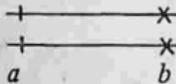
Иные результаты наблюдаются в том случае, когда оба гена расположены в одной паре гомологичных хромосом.

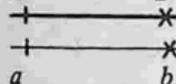
Сцепление генов

Совместное наследование потомством от одного из родителей генов, расположенных в одной хромосоме, называют сцеплением. Такие гены сцеплены, а хромосома, в которой они расположены, представляет собой группу сцепления. В генных формулах сцепление изображают дробью с одной или двумя линиями, разделяющими соответствующие аллели.

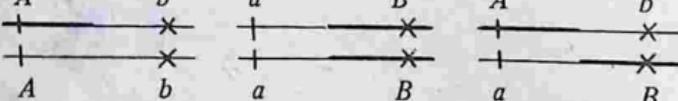
Для наглядности применим двойную линию, которой обозначают пару гомологичных хромосом. Генотипические различия гомологичных хромосом отразим разной толщиной отдельных линий или их фрагментов. Кроме того, условно обозначим локусы черточкой и крестиком.

$A \quad B$ (гомозигота по доминантным аллелям двух генов),


$a \quad b$ (гомозигота по рецессивным аллелям двух генов),


$A \quad B$ (дигетерозигота).


Особи со сцепленными генами A и B могут иметь и такие генотипы

$A \quad b$ $a \quad B$ $A \quad b$

 $A \quad b$ $a \quad B$ $a \quad B$

Несмотря на одинаковые генотип и фенотип, дигетерозиготы, отличающиеся состоянием генов в группах сцепления, расщепляются по-разному. На это следует обращать внимание при теоретическом

анализе наследования сцепленных генов. Сцепление локусов обнаруживается в потомстве гибридов недостатком особей с фенотипами, имеющими иные сочетания состояний признаков, чем у родителей. Так, если дигибрид получен при скрещивании $AABB \times aabb$ и в F_2 фенотипические классы с радикалами $A-bb$ и aaB — встречаются реже, чем это вытекает из соотношения 9:3:3:1, то это свидетельствует о наличии сцепления.

Расщепление дигибрида при сцепленном наследовании признаков по частоте фенотипических классов лучше изучать при анализирующем скрещивании. Так как при сцеплении аллели генов распределяются по гаметам вместе, то дигетерозигота формирует два типа гамет AB и ab вместо четырех и при скрещивании с двойным рецессивом ($aabb$) дает два класса в соотношении 1:1 вместо четырех — 1:1:1:1. Отсутствие двух рекомбинантных классов свидетельствует о полном сцеплении.

Понятие "сцепление генов" принадлежит Т. Г. Моргану, который установил, что материальной основой сцепления является хромосома. Хромосома представляет собой отдельную материальную и функциональную единицу при редукционном делении клетки. Все гены, находящиеся в одной хромосоме, связаны между собой субстратом хромосомы, ее организацией и поведением в мейозе. Сцепление может быть обнаружено в любой хромосоме, несущей гены. Генов в одной хромосоме может быть много. Наследование генов, находящихся в половых хромосомах, зависит от направления скрещивания (прямого или обратного). Для наследования сцепленных генов в аутосомах направление скрещивания не имеет значения.

Наследование сцепленных генов при кроссинговере

Как правило, гетерозигота по сцепленным генам $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ формирует два типа гамет $A \quad B$ и $a \quad b$. Однако в профазе первого деления мейоза нередко происходит обмен гомологичными участками несестринских хроматид — кроссинговер. Если этот обмен затронет один из указанных локусов, то наряду с гаметами приведенных выше типов возникнет еще два типа гамет: Ab и aB (рис. 20).

Гаметы гибрида, у которых сцеплены те же аллели генов, что и в гаметах родителей, называют некриссоверными; гаметы гибрида, у которых в результате кроссинговера сцепление аллелей изменилось, — криссоверными.

Частота возникновения криссоверных гамет зависит от расстояния между сцепленными генами в хромосоме и выражается в процентах от общего числа гамет. Чем больше расстояние между сцепленными генами, тем больше вероятность, что сцепление аллелей изменится,

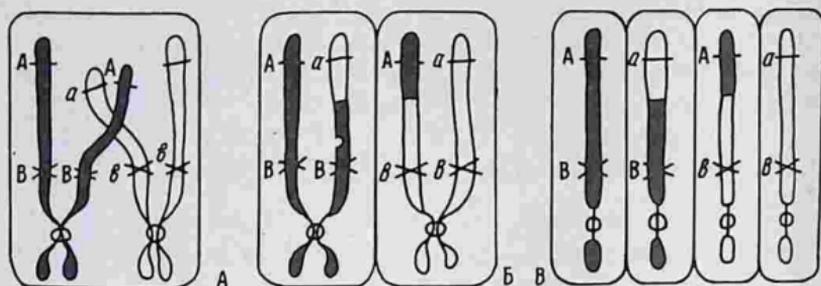


Рис. 20. Схема кроссинговера:

А – профза I мейоза; Б – интеркинез; В – тетрада спор.

и тем выше процент кроссоверных гамет. С увеличением расстояния между разными сцепленными генами этот процент повышается до 50 и больше уже не увеличивается. Следовательно, сцепленные, но далеко расположенные друг от друга в хромосоме гены наследуются так же, как и несцепленные. Сцепление таких генов можно обнаружить только с помощью промежуточного гена-маркера (с целью сократить расстояние между ними). Гены расположены в хромосоме в линейном порядке.

Проценты кроссоверных гамет и относительные расстояния между сцепленными генами определяются экспериментально путем гибридологического анализа, в ходе которого все типы гамет выявляются путем анализирующего скрещивания.

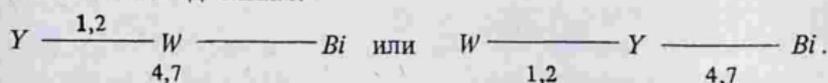
У кукурузы один из локусов антоциановой окраски алейронового слоя эндосперма сцеплен с локусом, контролирующим выполненность эндосперма. При скрещивании форм, обладающих антоциановой окраской алейронового слоя и выполненным эндоспермом, с формами, характеризующимися неокрашенным алейроновым слоем и сморщенным эндоспермом, возникают гибридные зерновки с окрашенным антоцианом алейроновым слоем и выполненным эндоспермом. От анализирующего скрещивания выращенных из этих зерновок гибридов образуются зерновки четырех фенотипических классов: два – с таким же сочетанием состояния признаков, как у родителей (некроссоверы), и два – с новыми сочетаниями (кроссоверы) – в процентном соотношении 48,2 : 48,2 : 1,8 : 1,8.

В системах последовательных скрещиваний знак родителей обычно употребляется с цифровым индексом, соответствующим порядку осуществления скрещивания.

P_1	генотип	C	Sh		c	sh
		$\frac{+}{-}$	$\frac{X}{-}$		$\frac{+}{-}$	$\frac{X}{-}$
		$\frac{+}{-}$	$\frac{X}{-}$	x	$\frac{+}{-}$	$\frac{X}{-}$
	фенотип	C	Sh		c	sh
		(алеyroновый слой окрашенный, зерновка выполненная)			(алеyroновый слой неокрашенный, зерновка сморщенная)	

С помощью аналогичных экспериментов можно установить сцепление и определить расстояние в морганидах между тремя и большим числом локусов. Например, в двух опытах с плодовой мушкой дрозофилой, которая являлась одним из основных объектов для исследования сцепленного наследования, было обнаружено сцепление трех локусов, контролирурующих следующие признаки: 1) цвет тела: серый (Y) или желтый (y); 2) цвет глаз: красный (W) или белый (w); 3) форма крыльев: нормальная (Bi) или вильчатая (bi). По процентам кросс-оверов расстояние между локусами Y и W равняется 1,2 морганиды, а между Y и Bi — 4,7.

По этим данным анализирующих скрещиваний двух гибридов нельзя определить порядок расположения трех локусов в хромосоме, так как он может быть двояким:



Для определения порядка расположения трех локусов в хромосоме необходимо иметь данные анализирующих скрещиваний трех дигибридов или одного тригибрида. В нашем примере анализирующее скрещивание третьего дигибрида позволило установить, что расстояние между локусами W и Bi равно 3,5 морганидам. Следовательно, правильным оказалось первое предположение о порядке расположения генов, локус W лежит между локусами Y и Bi , а расстояние между крайними локусами в морганидах равно сумме двух промежуточных расстояний.

Если изобразить проанализированный участок хромосомы в виде прямой линии и на ней расположить исследованные локусы в установленном порядке с соблюдением относительных расстояний между ними, то получится генетическая карта соответствующего участка хромосомы (рис. 21).

При обнаружении сцепления четвертого локуса с одним из уже нанесенных на карту надо определить силу его сцепления с двумя из нанесенных на карту, что позволит его тоже нанести на карту.

Используя такой способ для составления генетических карт хромосом, необходимо иметь в виду, что он применим при сравнительно небольших расстояниях между картируемыми локусами, так как на больших расстояниях наблюдаются более сложные закономерности. Так, у кукурузы с уже известными нам локусами C и Sh сцеплен третий локус, контролирующий консистенцию эндосперма, которая может быть крахмалистой (Wx) или восковидной (wx). Порядок расположения этих локусов следующий: $C - Sh - Wx$. В одной серии опытов между этими тремя локусами обнаружены такие проценты перекреста: между C и Sh — 3,5; между Sh и Wx — 18,4; между C и Wx — 21,7, а не 21,9 (3,5 + 18,4), как этого следовало бы ожидать по аналогии с рассмотренными выше опытами с дрозофилой.

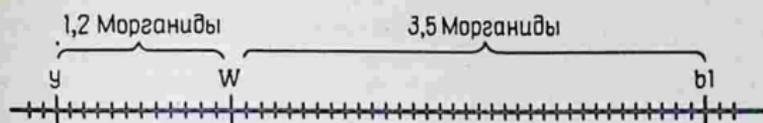


Рис. 21. Генетическая карта участка одной из хромосом плодовой мушки.

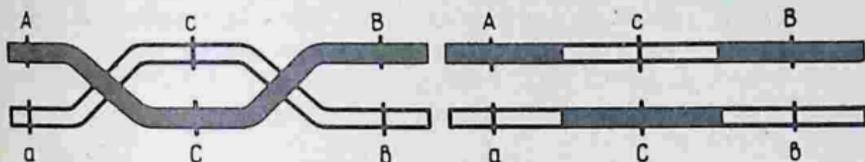


Рис. 22. Схема двойного перекреста между локусами А и В.

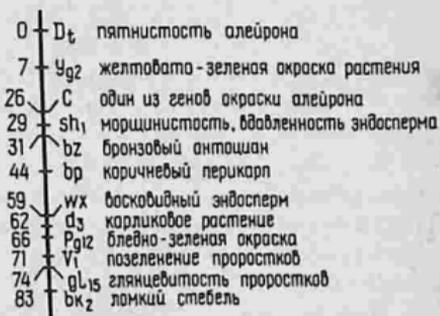
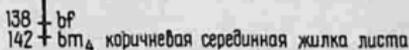


Рис. 23. Генетическая карта девятой группы сцепления кукурузы.



Если сцепленные локусы расположены на сравнительно больших расстояниях друг от друга, то процент перекреста между ними меньше суммы процентов перекреста на промежуточных участках. Такое несоответствие объясняется двойными и множественными кратными перекрестами, происходящими с определенной частотой между отдаленными друг от друга локусами, которые возвращают гены в исходные положения в хроматидах (рис. 22, локусы А и В), что приводит к невозможности обнаружения перекрестов путем анализирующего скрещивания дигибрида (АаВb). На промежуточных участках (между локусами А-С и С-В) перекресты выявляются.

Между близко расположенными локусами не происходит двойных перекрестов потому, что осуществившийся перекрест препятствует возникновению новых перекрестов в близлежащих участках хромо-

сомы. Это явление называют **интерференцией**. Сила интерференции убывает по мере удаления от места перекреста, но неодинакова для разных объектов, хромосом и отдельных их участков. У дрозофилы, например, на протяжении от 10–15 до 40–50 морганид интерференция выражается в снижении частоты перекрестов. На более удаленные локусы интерференция не распространяется.

При составлении генетических карт хромосом все эти обстоятельства учитывают. Расстояние в морганидах между отдаленными локусами стремятся определить путем суммирования расстояний отдельных участков, в пределах которых двойной перекрест невозможен. Если этого не удастся сделать по причине отсутствия промежуточных генов-маркеров, то делают перерасчет на силу интерференции в исследуемом участке хромосомы.

На рис. 23 представлена стандартная генетическая карта одной из десяти хромосом кукурузы, в которой расположены рассмотренные нами локусы; местоположение каждого показано цифрой, обозначающей расстояние в морганидах от одного из крайних локусов (генетического конца хромосомы). На карте показано, что расстояние между локусами *S* и *Wx* равно 33 (59 – 26) морганидам, в то время как видимый процент перекреста между этими локусами составляет около 22. Следовательно, непосредственно по карте нельзя определить ожидаемый процент перекреста между удаленными друг от друга локусами, а можно получить лишь очень неточное представление об этом. Например, сцепленные локусы, расположенные друг от друга на расстоянии свыше 100 морганид по стандартной карте, наследуются независимо друг от друга.

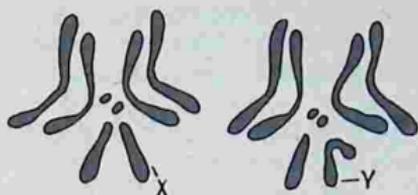
Составление карт хромосом — трудоемкое и кропотливое дело, требующее многолетней работы большого числа ученых. Подробные карты всех хромосом составлены лишь для небольшого числа объектов: дрозофилы, кукурузы — с нанесением на карты примерно 500 и 400 локусов соответственно, "лабораторного" гриба нейроспоры. Много локусов картировано у лабораторной мыши и томатов, но все группы сцепления у этих объектов еще точно не выявлены. У человека выявлены все 23 группы сцепления и картировано около 130 локусов.

Необходимо также отметить, что процент перекреста зависит от многих факторов: пола, возраста, температуры, химических веществ, радиации, генотипической среды, — это надо учитывать в опытах по сцепленному наследованию и проводить их в одинаковых условиях.

Хромосомное определение и наследование пола

У мужских особей многих раздельнополых биологических видов хромосомный аппарат имеет особенность, которая заключается в отсутствии морфологического тождества и полной гомологии двух пар-

Рис. 24. Диплоидные наборы метафазных хромосом соматических клеток самки и самца плодовой мушки. Отмечены половые хромосомы. Схематизировано.



ных хромосом. У некоторых видов (человек, дрозофилы) одну из хромосом этой пары (женскую) называют *икс-хромосомой* (X), другую (мужскую) *игрек-хромосомой* (Y) (рис. 24).

Икс- и игрек-хромосомы вместе обозначают термином "половые хромосомы", или "гетерохромосомы". В отличие от гетерохромосом все остальные называют аутосомами (A). При теоретическом анализе наследования пола эти буквенные обозначения хромосом используют, применяя хромосомные формулы. Например, у плодовой мушки дрозофилы в соматических клетках имеется 3 пары аутосом и одна пара гетерохромосом. Следовательно, хромосомные формулы самки и самца следует написать так:

♀ $3AA + XX$, ♂ $3AA + XY$.

Проведем теоретический анализ наследования пола с помощью хромосомных формул.

PP	генотип	$3AA + XX$	×	$3AA + XY$
	—————	♀		♂
	фенотип			
Гаметы PP —		♀ $3A + X$	♂ $3A + X$,	$3A + Y$
F_1	генотип	$3AA + XX$		$3AA + XY$
	—————	1 ♀	:	1 ♂
	фенотип			

Самки дрозофилы по набору хромосом продуцируют гаметы только одного типа ($3A + X$), а самцы — двух типов в равном соотношении ($3A + X$ и $3A + Y$), что обеспечивает возникновение организмов разных полов в равном соотношении от любого скрещивания. Пол, особи которого образуют гаметы только одного типа, называют гомогаметным; пол, особи которого продуцируют гаметы двух типов, — гетерогаметным.

Описанный хромосомный "механизм" наследования пола (♀ XX , ♂ XY) имеется у всех млекопитающих (в том числе и у человека) и обнаружен у рыб, двудомных растений, многих насекомых (табл. 9). У некоторых насекомых (клоп, кузнечик) Y -хромосома в процессе эволюции оказалась утерянной (0), и самцы имеют нечетное число хромосом в соматических клетках (♀ XX , ♂ X). У птиц, многих рыб, чешуекрылых насекомых гетерогаметным является женский пол (♀ XY , ♂ XX); при этом половые хромосомы иногда обозначают другими буквами (♂ wz , ♀ zz).

У моли имеет место гетерогаметность женского пола и утрата Y-хромосомы (♀ X, ♂ XX). У пчелы и некоторых других насекомых самки диплоидны, а самцы гаплоидны (♀ 2n, ♂ n).

9. Типы соотношения половых хромосом у животных

Организмы	Гетерогаметный пол	Гаметы		Зиготы	
		спермии	яйце-клетки	самки	самцы
Человек, дрозофила, многие насекомые	Самец	X и Y	X и X	XX	XY
Клоп (Protenov), кузнечики	Самец	X и 0	X и X	XX	X0
Птицы, чешуекрылые, многие рыбы	Самка	X и X	X и Y	XY	XX
Моль (Fumea)	Самка	X и X	X и 0	X0	XX

Примечание. 0 (ноль) означает отсутствие хромосомы.

У большинства раздельнополых животных и растений половые хромосомы морфологически не различаются.

Известны сравнительно редкие виды, у которых пол не наследуется, а является модификацией. Например, у одного морского червя (бионелия виридис) отдельно живущие личинки превращаются в самок, а личинки, поселяющиеся на самке или близ нее, — в самцов.

Половые признаки, по которым отличаются особи разных полов, определяются многими локусами, расположенными во всех хромосомах, и все организмы потенциально бисексуальны (двуполы, гермафродитны). Но в зависимости от специфических различий внутренней среды организма у одних особей функционируют гены, определяющие один пол, а гены, детерминирующие противоположный пол, оказываются блокированными. Эти специфические, определяющие пол различия внутренней среды организма иногда зависят от внешней среды, как у бонелия виридис, а у большинства раздельнополых видов детерминируются комплексом половых хромосом, или пloidностью клеток.

У теплокровных животных определенный набор половых хромосом, очевидно, непосредственно влияет только на образование половых желез, а гормональная деятельность последних контролирует работу генов половых признаков. Это положение подтверждается рядом экспериментов, в которых воздействие на организм гормональными препаратами приводило к полному превращению одного пола в другой.

Таким образом, развитие признаков одного пола есть результат подавления признаков противоположного пола, а не генетического их отсутствия.

У большинства изученных в соответствующем отношении раздель-

нополых (двудомных) цветковых растений обнаружен такой же хромосомный "механизм" наследования пола, как и у большей части млекопитающих (♀ XX, ♂ XY), но у многих двудомных растений, например у конопли, земляники, морфологически гетерохромосомность не выявлена.

Что касается гермафродитных (однодомных) растений, у которых в онтогенезе реализуются обе тенденции в формировании пола, то у них выявлены гены, определяющие подавление одной из тенденций. Так, у кукурузы мутантные гены *sk* и *ba* в гомозиготном состоянии вызывают или гибель семян, или отсутствие початка, соответственно обуславливая формирование однополого мужского растения. Другой мутантный ген *ts* в гомозиготном состоянии определяет формирование метелки в женское соцветие и тем самым превращение растения в однополое женское. На основе локусов *ba* и *ts* был осуществлен генетический синтез раздельнополой кукурузы.

Растения с генотипом *ba ba ts ts* не имели початка, но формировали нормально функционирующие женские цветки на метелке и были, следовательно, однополыми женскими особями. Растения с генотипом *ba ba Ts ts* тоже не имели початка, но формировали на метелке мужские цветки и были однополыми мужскими особями. Скрещивания таких растений приводило к образованию в потомстве мужских и женских особей в обычном для раздельнополых организмов отношении (1:1). В последующих поколениях это соотношение сохранялось.

	генотип	<i>ba ba ts ts</i>	×	<i>ba ba Ts ts</i>
PP	фенотип	♀		♂
	Гаметы PP	♀ <i>ba ts</i>		♂ <i>ba Ts, bats</i>
	генотип	1 <i>ba ba Ts ts</i>	+	1 <i>ba ba ts ts</i>
F ₁	фенотип	♀		♀

У очень многих растений известны рецессивные гены, определяющие в гомозиготном состоянии мужскую стерильность, выражающуюся морфологически обычно в недоразвитии пыльников.

Наследование признаков, сцепленных с полом

Признаки, которые контролируются генами, локализованными в половых хромосомах, называют сцепленными с полом. Они наследуются своеобразно, что связано с особенностями структуры Y-хромосомы. У большинства видов она содержит очень мало функционирующих генов. Поэтому у мужского пола многие локусы X-хромосомы находятся в гемизиготном состоянии. К стати, в этом свете становится понятной утрата некоторыми видами Y-хромосомы.

Рассмотрим поставленный вопрос на примере признака "окраска глаз" у дрозофилы. Соответствующий локус находится в X-хромосоме и отсутствует в Y-хромосоме. Доминантная аллель этого локуса W обуславливает красную окраску глаз, а рецессивная w — белую.

Скрещивание красноглазых самок с белоглазыми самцами в генных формулах выглядит следующим образом:

PP	генотип	W/W	+	w/w
	(красн.)			(бел.)
	фенотип			

0 (ноль) после w означает отсутствие изучаемого локуса в Y-хромосоме, то есть гемизиготность самца по рецессивной аллели локуса окраски глаз.

Гаметы PP — ♀ W ♂ $w, 0$

F_1	генотип	W/w	+	$W/0$
	фенотип	♀ (красн.)		♂ (красн.)

Сравним теперь это скрещивание с обратным:

PP	генотип	w/w	×	$W/0$
	фенотип	(бел.)		(красн.)

Гаметы PP — ♀ w ♂ $W, 0$

F_1	генотип	W/w	+	$w/0$
	фенотип	♀ (красн.)		♂ (бел.)

ГЛАВА 7. НАСЛЕДОВАНИЕ ПЛАЗМАГЕНОВ

Хромотип и плазматип

Гены эукариот, локализованные в хромосомах, называют ядерными. Последний термин употребляется редко; если применяют термин "ген" без прилагательного, то подразумевается ядерный ген. Систему ядерных генов организма называют хромотипом, а систему генетических элементов цитоплазмы — плазматипом.

Установлено, что в роли генетических элементов цитоплазмы могут выступать небольшие, подобные бактериальным, кольцевые хромосомы, локализованные в пластидах или митохондриях — органоидах клетки, способных к самовоспроизведению, и генетический аппарат внутриклеточных паразитов и симбионтов (простейших, бактерий, вирусов). Гены, расположенные в цитоплазме, называют цитоплазматическими генами, или плазмагенами.

Методом гибридологического анализа можно установить обусловленность какого-либо признака плазмагенами, что основано на особен-

ностях наследования цитоплазмы, которая передается организмам следующих поколений только яйцеклетками, то есть только по материнской линии. Практически это определяют путем сопоставления результатов реципрокных скрещиваний: если признак по материнской линии наследуется, а по отцовской — нет, то это свидетельствует о его плазматенной природе. Стойкое наследование такого признака по материнской линии при насыщающих скрещиваниях является дополнительным подтверждением его обусловленности плазмагенами.

Наследование белой пестролистности

У кукурузы встречаются пестрые (мозаичные) растения, на которых одновременно бывают разного цвета листья, метелки и незрелые початки: зеленые, белые и полосатые. Полосатость выражается в чередовании зеленых и белых полос с постепенным переходом от зеленой части к белой через бледно-зеленую.

Если пыльцой пестролистных растений опыляют нормальные, имеющие зеленые листья, то потомство будет зеленолиственным, независимо от того, с какой метелки или ее части брали пыльцу: с белой, зеленой или промежуточной. В последующих поколениях пестролистные особи не выщепляются.

Если же пестролистные экземпляры опыляют пыльцой зеленолистных растений, то результаты будут иными. Из зерен початков, которые в незрелом состоянии были белыми, получают всегда только белые проростки, погибающие после исчерпания запаса питательных веществ эндосперма. Из зерен початков, которые в незрелом состоянии были зелеными, возникают только зеленые особи, стойко наследующие этот признак из поколения в поколение.

Из зерен початков, которые в незрелом состоянии были полосатыми, получают разные растения: белые, зеленые и полосатые. Если каждый ряд зерен початка сеять отдельно и тоже рядом, то ряды зеленых, полосатых и белых растений будут чередоваться. Дополнительные исследования показывают, что из завязей, развившихся на зеленых и белых участках тканей, формируются зерновки, дающие растения соответствующих цветов. Из завязей, развившихся на бледно-зеленых участках тканей, формируются зерновки, дающие полосатые, мозаичные растения.

Если в потомстве полосатых растений из поколения в поколение отбирать полосатые, то пестролистность наследуется в бесчисленном ряду поколений, независимо от того, каким будет растение-опылитель: зеленым или полосатым.

Цитологические исследования показали, что у полосатых растений клетки зеленых частей содержат только зеленые пластиды, а клетки белых частей — только белые. В клетках бледно-зеленых промежуточ-

ных частей содержатся и зеленые, и белые пластиды. Цвет пластид в данном случае зависит от одного или нескольких плазмагенов, содержащихся в пластидах. От зеленых пластид возникают зеленые дочерние пластиды, а от белых — белые.

Пластиды могут попасть в зиготу только с цитоплазмой женской гаметы, поэтому из белой ткани развивается завязь, яйцеклетка которой содержит только наследственно белые, неспособные к синтезу хлорофилла пластиды, формируются зерновки, дающие лишенные хлорофилла проростки. По этой же причине из завязи, развившейся из зеленой ткани, формируется зерновка, дающая зеленое растение.

Развитие из завязи бледно-зеленой ткани зерновки, дающей полосатое растение, объясняется случайным распределением пластид по дочерним клеткам при митозе. При первом же делении заготы, цитоплазма которой содержит примерно одинаковое число зеленых и белых пластид, вполне вероятно, что одна из дочерних клеток получит больше зеленых пластид, а другая — белых. Если клетка содержит пластид одного типа больше, чем другого, то увеличивается вероятность возникновения дочерней клетки, содержащей пластиды только одного типа. И такие клетки рано или поздно обязательно возникают. Таким образом, в точках роста, состоящих из зеленых клеток с белыми и зелеными пластидами, происходит выделение секторов разных клеток: белых, зеленых и промежуточных. Это и является причиной возникновения полосатых растений из зигот, в цитоплазме которых содержатся и зеленые, и белые пластиды.

Белая пестролистность с описанным типом наследования обнаружена и у других растений.

Цитоплазматическая мужская стерильность

Мужская стерильность — это явление, когда обоеполое растение развивает нормальные, способные к оплодотворению и формированию семян женские генеративные органы и функционально недееспособные мужские. При мужской стерильности растение способно завязывать плоды и семена только от перекрестного опыления.

Мужская стерильность обнаружена у очень многих видов растений. Чаще она бывает обусловлена одним рецессивным ядерным геном в гомозиготном состоянии. Потомство стерильных растений, возникающее от опыления пылью функционально развитых особей, бывает фертильным. Во втором поколении имеет место расщепление на фертильные и стерильные особи в отношении 3:1.

Но иногда стерильные растения дают целиком стерильное потомство. В этих случаях можно предполагать обусловленность мужской стерильности плазмагенами и говорить о цитоплазматической муж-

ской стерильности (ЦМС). Цитоплазма, содержащая плазмагены мужской стерильности, обозначается в генных формулах символом Цит^S. Нормальную цитоплазму, не содержащую плазмагенов мужской стерильности, обозначают знаком Цит^N.

ЦМС обнаружена у многих культурных растений, в том числе у кукурузы. Линии последней, обладающие ЦМС, стойко наследуют этот признак при опылении пылью многих линий. Но иногда попадаются такие линии, пыльца которых восстанавливает фертильность в потомстве растений, обладающих ЦМС.

Гибридологический анализ показал, что эта восстановительная способность обусловлена доминантным ядерным геном *Rf*, который подавляет действие плазмагенов (можно говорить о своеобразном эпистазе гена и плазмагена). Следовательно, линии обладающие ЦМС, имеют генотип Цит^S*rfrf*. Большинство линий, закрепляющих мужскую стерильность в потомстве от опыления их пылью, имеет генотип Цит^N*rfrf*. Линии, обладающие восстановительной способностью, имеют генотип Цит^N*RfRf* или Цит^S*RfRf*.

Скращивание, приводящее к закреплению мужской стерильности, в генных формулах записывают следующим образом:

PP	генотип	Цит ^S <i>rfrf</i>	×	Цит ^N <i>rfrf</i>
	фенотип	мужская стерильность		мужская фертильность
Гаметы PP —		♀ Цит ^S <i>rf</i>		♂ <i>rf</i>

Отсутствие знака цитоплазмы в генной формуле мужской гаметы означает отсутствие самой цитоплазмы (во всяком случае, ее генетических элементов) у мужской гаметы.

F ₁	генотип	Цит ^S <i>rfrf</i>
	фенотип	мужская стерильность

Путем насыщающих скрещиваний можно получить стерильный аналог любой линии. Скрещивание, приводящее к восстановлению фертильности, записывают так:

PP	генотип	Цит ^S <i>rfrf</i>	×	Цит ^N <i>RfRf</i>
	фенотип	мужская стерильность		мужская фертильность

Прочерк вместо буквы в знаке цитоплазмы означает, что в данном случае она может быть любой: и нормальной, и содержащей плазмагены мужской стерильности. Ядерный ген нейтрализует действие плазмагенов у самой отцовской формы, а следующим поколениям они не передаются.

Гаметы PP —		♀ Цит ^S $rfrf$	♂ Rf
F_1	$\frac{\text{генотип}}{\text{фенотип}}$	Цит ^S $Rfrf$ мужская фертильность	

Методом насыщающих скрещиваний и отбора по фертильности на фоне цитоплазмы с плазмагенами мужской стерильности можно получить изогенный аналог любой линии — восстановитель фертильности. При этом в качестве донора генов, обуславливающих восстановление фертильности, берут фертильную линию, обладающую генами восстановления мужской фертильности при данном типе ЦМС.

P_1	$\frac{\text{генотип}}{\text{фенотип}}$	Цит ^S $RfRf$ мужская фертильность	×	Цит ^N $rfrf$ мужская фертильность
-------	---	--	---	--

Гаметы P_1 —		♀ Цит ^S Rf		♂ $rfrf$
----------------	--	-------------------------	--	----------

F_1	$\frac{\text{генотип}}{\text{фенотип}}$		Цит ^S $Rfrf$ мужская фертильность	
-------	---	--	--	--

P_2	$\frac{\text{генотип}}{\text{фенотип}}$	Цит ^S $Rfrf$ мужская фертильность	×	Цит ^N $rfrf$ мужская фертильность
-------	---	--	---	--

Гаметы P_2 —		♀ Цит ^S Rf	+	♀ Цит ^S $rfrf$ ♂ $rfrf$
----------------	--	-------------------------	---	------------------------------------

F_{B}	$\frac{\text{генотип}}{\text{фенотип}}$	Цит ^S $Rfrf$ мужская фертильность	+	Цит ^S $rfrf$ мужская стерильность
----------------	---	--	---	--

Стерильные особи выбраковывают, а фертильные подвергают следующему насыщению.

Плазмагены мужской стерильности производят плеiotропное действие: уменьшают число листьев, снижают высоту, ослабляют устойчивость к некоторым болезням. Так, растения кукурузы на тexasской цитоплазме чаще заболевают расой T гельминтоспориоза.

У кукурузы известно несколько разных плазмагенов, обуславливающих мужскую стерильность, каждому из которых соответствует свой ген-восстановитель фертильности (табл. 10).

Генетические системы, подобные описанной выше на примере кукурузы, обнаружены у пшеницы, сорго, лука, подсолнечника, огурцов, томатов и некоторых других видов и используются в селекции и семеноводстве гетерозисных гибридов.

10. Сравнительная характеристика типов ЦМС кукурузы
(подготовлена кандидатом биологических наук
Вахрушевой Э. И., 1984 г.)

Характеристика цитоплазмы	Типы ЦМС		
	техасский (Т)	S, или молдавский (М)	C (сн)'
Генная формула признака стерильности	Цит ^T	Цит ^S , Цит ^M	Цит ^C
Гены – восстановители фертильности	$Rf_1 Rf_2$	Rf_3	Rf_4^2
Характер восстановления фертильности	Спорофитный	Гаметофитный	Спорофитный
Процент жизнеспособной пыльцы у гетерозигот	100	50	100
Стадия дегенерации пыльцы у стерильных растений	Одноядерное пыльцевое зерно	Двухядерное пыльцевое зерно	Одноядерное пыльцевое зерно
Относительная стабильность проявления стерильности аналогов	Высокая	Низкая	Средняя
Надежность восстановления фертильности гетерозигот	Высокая	Низкая	Высокая
Реакция растений с ЦМС к специфическим заболеваниям – южный гельминтоспориоз, раса Т, желтая пятнистость	Восприимчивы	Устойчивы	Устойчивы
Соотношение частот биотипов закрепителей и восстановителей в мировых коллекциях	95:5	95:5	50:50

П р и м е ч а н и е. Сокращенное обозначение источников ЦМС, принадлежащих к Т-типу – T, P, Q, HA, RS, SC и др. (более 100); к М-типу – S, A, B, D, F, H, Y, R, M, ML, ME, CA, CK, CO, ZK; к С-типу – C, Rb, ES, Bb, PR, IB, IR₁, IR₂, IR₃, PL.

Длительные модификации

Иногда возникшие в результате внешних воздействий изменения признаков организма наследуются по материнской линии только в ограниченном числе поколений, постепенно затухая и исчезая. Такие изменения называют длительными модификациями.

Например, обработка семян фасоли слабым раствором хлоралгидрата приводит к появлению в потомстве больше половины экземпляров с ненормальными листьями. Получение от измененных особей нескольких поколений потомков, сопровождаемое отбором измененных

экземпляров, приводит к постепенному затуханию изменений. В каждом из последующих поколений особи с аномальными листьями возникают все с меньшей частотой, а сами аномалии становятся слабее выраженными. Примерно в седьмом поколении изменения совершенно исчезают. Характер наследования не изменяется в зависимости от самоопыления или перекрестного опыления. Мужские гаметы не передают изменений потомкам.

Материнский тип наследования свидетельствует о цитоплазматической природе длительных модификаций. Какие именно изменения цитоплазмы при этом происходят, пока не выяснено.

Примером длительных модификаций, определяемых ядерно-плазматическим взаимодействием, является наследование левого и правого завитка раковин одного из видов моллюска (*Limnaea*). Доминантный аллель гена определяет правый завиток. При скрещивании особей с левыми завитками в качестве материнских в первом поколении все моллюски имеют левый (материнский) завиток, а во втором (F_2) — правый, то есть доминантное состояние в соответствии с законом единообразия первого поколения, но с опозданием, так как расщепление наблюдается только в третьем поколении.

Особенности гибридологического анализа

Гибридологический анализ — это основной метод генетики, заключающийся в скрещивании двух организмов для определения характера действия и числа генов, обуславливающих наследование анализируемых признаков.

Теоретическую базу гибридологического анализа на современном этапе развития генетики составляют научные представления о сущности наследственности и изменчивости, о "механизме" филогенетической и онтогенетической адаптации и о структуре материального субстрата наследственной информации на клеточном и молекулярном уровнях, изложенные в первой части настоящего учебного пособия и углубляющиеся на протяжении всего курса. Методической основой гибридологического анализа являются закономерности наследования признаков и свойств организмов.

Методом гибридологического анализа изучают отдельные элементы структуры наследственной информации: хромотипы, плазматипы, группы сцепления, локусы, гены, аллели. Центральным в методическом отношении структурным элементом анализа является локус, так как один отдельный ген гибридологическим анализом не обнаруживается. Ген выявляется как элемент локуса, если последний представлен минимум двумя аллелями.

Существенная черта гибридологического анализа заключается в том, что гены изучают не непосредственно, а по обусловленным ими призна-

кам. По наследованию признаков судят о наследовании генов. Этим методом познается генетика отдельных признаков, их совокупностей.

Начинают анализ с предположительно моногибридных скрещиваний, по результатам которых выясняют их ядерную или цитоплазматическую обусловленность, моно- или полигенную природу, число аллелей в локусе и характер аллельного взаимодействия. Затем в серии ди-гибридных скрещиваний устанавливают взаимную локализацию изучаемых генов, группы сцепления, характер неаллельного взаимодействия.

Возможности и методика проведения гибридологического анализа

Возможности гибридологического анализа очень велики, но ограничены рядом условий.

1. Анализируемые гены должны обладать фенотипическим проявлением, которое можно обнаружить имеющимися на данном этапе развития науки средствами. Все уникальные структурные гены имеют фенотипическое проявление: морфологическое, физиологическое или биохимическое. Практически физиологическое или биохимическое проявление генов пока изучено недостаточно. Этим объясняется морфологическое проявление большинства изученных генов. Работа по гибридологическому анализу часто сопровождается искусственным индуцированием мутаций, и многие локусы выявляют по мутантным генам, имеющим часто уродливое морфологическое проявление, не встречающееся в естественной обстановке.

2. Исследуемый локус должен быть представлен не менее чем двумя аллелями, обеспечивающими возможность получения гетерозиготы. Получение мутантных аллелей в целях генетического анализа диктуется и этим условием. Генетики иногда говорят, что в целях изучения гена нужно изменить его.

3. Изучаемые объекты должны размножаться половым путем. Закономерности наследования, на которых основан гибридологический анализ проявляются только при половом размножении. Поэтому формы, утратившие способность к половому размножению, например облигатные апомикты, недоступны для гибридологического анализа. При исследовании факультативных апомиктов необходимо каким-нибудь способом выделять и учитывать апомиктичную часть потомков.

4. Анализируемые гены не должны обладать плеiotропным действием, выражающимся в потере и ослаблении жизнеспособности или изменении скорости роста пыльцевых трубок, либо должны быть разработаны методы точного учета влияния этих плеiotропных эффектов на состав потомства.

5. Исследуемые объекты должны обладать относительно высоким

коэффициентом размножения. Дело в том, что закономерности наследования при половом размножении есть суммарный результат множества случайных явлений: кроссинговера, гаметического расщепления, объединения гамет при оплодотворении — и имеют вероятностный, статистический характер. Закономерности такого рода выявляются только при исследовании достаточно обширного материала, а результаты экспериментов должны подвергаться математической обработке. Необходимо иметь экспериментальные данные, имеющие только допустимую степень расхождения с теоретически ожидаемыми. Совпадение экспериментальных данных с теоретически ожидаемыми считается доказанным, если расхождения не превышают 5%. Для точного доказательства достоверности результатов гибридологического анализа обычно используют метод хи-квадрат Карла Пирсона. Имеются и другие ограничения.

Несмотря на то что с помощью метода гибридологического анализа в отдельных случаях удается обнаружить перекрест внутри гена и показать тем самым сложность его структуры, изучение внутреннего строения гена для этого метода недоступно. Межвидовые гибриды тоже нельзя изучать этим методом.

Гибридологический анализ позволяет выявить все доступные изучению гены биологического вида и охарактеризовать его генофонд с качественной стороны, но количественная сторона — частота генов — остается за пределами возможностей метода.

ГЛАВА 8. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

Классификация геномных мутаций

Мутации в широком смысле — это внезапные скачкообразные изменения генотипа организма, вызванные действием стрессовых факторов среды. Факторы, вызывающие мутации, называют мутагенами.

Различают мутации спонтанные и индуцированные. Первые возникают от естественных неизвестных воздействий со сравнительно небольшой частотой. Вторые индуцируются искусственно известными и, как правило, сильно действующими факторами — мутагенами. Возникают они с большей частотой. Если мутация возникает в соматических клетках, то ее называют соматической, а если в половых — генеративной.

В зависимости от изменяющихся признаков, мутации подразделяют на морфологические, физиологические и биохимические. Выделяют мутации пигментные, хлорофильные, влияющие на плодовитость или жизнеспособность. Мутации, проявляющиеся в потере или ослаблении жизнеспособности, называют соответственно летальными или сублетальными.

Генетическая классификация мутаций учитывает характер генотипических изменений. С этой точки зрения различают мутации геномные, хромосомные, генные, плазмонные. Настоящая глава посвящена геномным мутациям, поэтому в ней подробно описываются и классифицируются мутации только этого типа.

Геном — совокупность хромосом гаплоидного набора, характерная для биологического вида. Имеет постоянное число хромосом (основное число). У всех организмов одного биологического вида одинаковые геномы, несмотря на их возможные различия.

Геномными называют мутации, связанные с изменением числа хромосом (плоидией) клеточного ядра. Это любое изменение числа хромосом: и увеличение, и уменьшение.

Гаплоидия (моноплоидия) — процесс уменьшения числа хромосом соматических ядер органических видов в два раза. Пока известен только один естественный способ возникновения гаплоидных клеток — мейоз, поэтому гаплоидию можно определить и как процесс возникновения организмов из гаплоидных генеративных клеток. У некото-

рых видов растений гаплоиды можно получить путем культуры гаплоидных тканей пыльников на искусственной среде. Известны моногаплоидия как процесс возникновения ядер с одинарным набором хромосом и полигаплоидия, примером которой могут служить ядра с гаплоидным набором хромосом двух или нескольких видов.

Анеуплоидия (гетероплоидия) — изменение количества хромосом в ядре, не кратное основному их числу в геномах.

Полиплоидия обозначает увеличение числа хромосом в ядре на любую величину.

Эуполиплоидия — увеличение числа хромосом, кратное основному их числу в геноме, независимо от степени сложности генома по происхождению.

Автополиплоидия — увеличение числа хромосом за счет генома одного биологического вида.

Аллополиплоидия — полиплоидия, связанная с межвидовой гибридизацией. Представляет собой изменение числа хромосом, кратное сумме основных чисел геномов скрещиваемых видов.

Автоэуполиплоидия

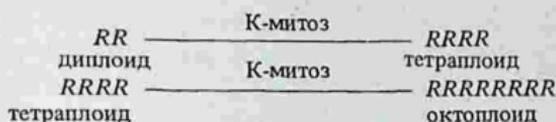
Этот тип геномных мутаций свойствен в основном растениям. У высших животных он не обнаружен, у низших встречается редко. Представляет собой процесс увеличения числа хромосом в ядре кратно геному исходного вида.

Геном биологического вида обозначают заглавной буквой латинского алфавита. Например, геном ржи буквой *R*. С помощью этой буквы можно написать геномные формулы всех типов автоэуплоидов (в геномных формулах используют только заглавные буквы): *R* — гаплоид, *RR* — автодиплоид, *RRR* — автотриплоид, *RRRR* — автотетраплоид, *RRRRR* — автопентаплоид и так далее.

Если речь идет о полиплоидах конкретного вида приставку "авто" не употребляют. Наличие определенного числа целых геномов в генотипе обозначают термином "уровень плоидности", или "плоидность". Четные автоэуплоиды называют ортоплоидами, с приставкой "авто" или без нее, нечетные — авто- или просто аортоплоидами. Организмы с более высокой плоидностью, чем два, называют полиплоидными, или полиплоидами.

В основе искусственного получения полиплоидов лежат методы удвоения числа хромосом. Наиболее эффективный из них состоит в применении колхицина — алкалоида, выделенного из безвременника осеннего (род *Colchicum* L.). Слабыми растворами колхицина (0,3%—0,01%) воздействуют на точки роста. Проникая в ткани, колхицин разрушает ахроматиновое веретено делящейся клетки, дочерние хромосомы не расходятся к полюсам, цитокинез не осуществляется, и в

результате число хромосом (и геномов) клетки удваивается. Митоз, измененный колхицином, называют колхициновым, или сокращенно К-митозом. На мейоз колхицин действует аналогично. Процесс полиплоидизации в геномных формулах условно изображают следующим образом:



От скрещивания тетраплоида и диплоида возникает триплоид.

От скрещивания октоплоида и диплоида образуется пентаплоид. Скрещивание октоплоида и тетраплоида или колхицинирование триплоида дает гексаплоид.

У некоторых видов получение автотетраплоидных форм связано с преодолением значительных трудностей. Спонтанно полиплоиды возникают с очень небольшой частотой, очевидно, в основном от нередуцированных (диплоидных) гамет.

Изменение пloidности приводит к изменению фенотипа. При этом изменяются все признаки организма.

Увеличение пloidности вызывает обычно увеличение размеров ядер и клеток, поэтому с повышением уровня пloidности часто увеличиваются размеры растений и отдельных органов. Но полиплоидия одновременно вызывает замедление темпов клеточных делений и приводит к уменьшению числа клеток в органах, поэтому увеличение размеров растений или отдельных органов наблюдается при повышении пloidности далеко не всегда.

Каждому биологическому виду растений присущ оптимальный уровень пloidности, которому соответствует наиболее высокий урожай биомассы. Увеличение пloidности сверх оптимального уровня приводит к снижению продуктивности растений. Так, гексаплоиды и октоплоиды сахарной свеклы, табака и других растений не представляют хозяйственной ценности в связи с резким снижением размеров вегетативных органов и урожая. У растений тимофеевки оптимальным можно считать гекса-октоплоидный уровень. Для большинства растений оптимальным является три- и тетраплоидный уровень. Рожь, кукуруза, просо, гречиха дают высокий урожай на тетраплоидном уровне. У ржи тетраплоидные формы имеют массу 1000 зерен на 50% выше, чем диплоидные, у кукурузы — на 45–50%. У многих растений оптимальным является диплоидный уровень, у очень небольшого числа — выше тетраплоидного (например, у тимофеевки).

Увеличение размеров растений и органов — наиболее практически важный положительный эффект полиплоидии, так как он приводит к повышению продуктивности. Полиплоиды могут также отличаться

повышенной устойчивостью, например к полеганию, или более высоким содержанием полезных веществ, например витамина А у кукурузы.

В целях практической селекции используются только триплоиды и тетраплоиды. Нежелательным с точки зрения селекционной практики и отрицательным в эволюционном аспекте фенотипическим следствием является снижение у автополиплоидов семенной продуктивности.

У автотетраплоидов в первом делении мейоза из имеющихся гомологичных хромосом могут в одном комплексе конъюгировать четыре хромосомы, образуя тетраваленты, три — триваленты и две — биваленты. Могут возникать не конъюгирующие хромосомы (униваленты). Все хромосомные комплексы, кроме бивалентов, не обеспечивают правильного расхождения хромосом к полюсам, поэтому образуют гетероплоидные споры и гаметы. В большинстве случаев мужские гетероплоидные гаметы погибают, женские — чаще могут функционировать.

Соотношение хромосомных комплексов бывает своеобразным у тетраплоида каждого биологического вида и у некоторых разновидностей. Чем меньше доля небивалентных комплексов в мейозе растений, тем они более плодовиты. У автотетраплоидов некоторых видов (например, сурепицы и репы) в профазе мейоза образуются преимущественно биваленты, и поэтому они сравнительно высокофертильны. У других автотетраплоидов (например, у кукурузы) в мейозе частота бивалентов невысокая и эти формы растений слабо фертильны.

Характер конъюгации хромосом в мейозе автотетраплоидов зависит преимущественно от величины хромосом и от специфических генов. Короткие хромосомы образуют преимущественно биваленты. Чем длиннее хромосомы, тем чаще образуются поливалентные (то есть многохромосомные) комплексы. Установлено наличие генов, препятствующих поливалентной конъюгации длинных хромосом и тем самым способствующих повышению фертильности. Поэтому в гетерогенных и гетерозиготных популяциях автотетраплоидов некоторых перекрестноопыляющихся видов (например, ржи) многократный отбор на фертильность приводит к положительным результатам.

В целях синтеза гетерогенных популяций на автотетраплоидном уровне необходимо получать большое число тетраплоидов от разных в генетическом отношении диплоидов. Если перевод на более высокий уровень пloidности связан со значительными трудностями, то генотипическое разнообразие таких форм можно увеличивать методом создания тетраплоидных аналогов. Этот метод основан на использовании диплоидных (нередуцированных) гамет, небольшая доля которых возникает спонтанно у любой формы, и на явлении депрессии семян, содержащих триплоидные зародыши, наблюдаемой у многих видов. Например, при опылении диплоидной кукурузы пылью автотетраплоидной возникают в основном депрессивные (недоразвитые) зерна с триплоидными зародышами. Небольшая часть нормально развитых зерен

содержит тетраплоидные зародыши, возникшие в результате оплодотворения нередуцированных яйцеклеток. Из этих зерен возникают тетраплоидные растения, половина генов которых наследуется от диплоидного родителя. Эти растения можно включать в состав синтетических тетраплоидных популяций. Для получения практически полных тетраплоидных аналогов насыщение продолжают. Если в качестве диплоидного родителя используют популяцию и работа проводится в достаточном большом объеме, то создается тетраплоидный аналог популяции.

Автополиплоиды, имеющие в своем хромосомном составе четное число геномов (ортоплоиды), бывают обычно сравнительно фертильными. Автополиплоиды, у которых количество хромосом представлено нечетным числом геномов (анортоплоиды), в значительной степени стерильны. Так, у триплоидов в мейозе образуются преимущественно триваленты. Такая конъюгация приводит к очень сильным нарушениям в мейозе и к почти полной стерильности растений. Практически полной стерильностью характеризуются гаплоиды, у которых в мейозе образуются униваленты.

Значительная стерильность большинства автополиплоидов затрудняет гибридологический анализ наследования их признаков. Однако высокофертильные тетраплоиды доступны для анализа этим методом. Например, у тетраплоидного дурмана от скрещивания белоцветковых растений с пурпурноцветковыми возникают пурпурноцветковые растения первого поколения. В F_2 они расщепляются на пурпурноцветковые и белоцветковые в соотношении, близком к 35:1. Теоретически эти данные можно объяснить следующим образом.

PP	генотип	$aaaa$	×	$AAAA$
	фенотип	белоцветковые		пурпурноцветковые
Гаметы PP –		$\text{♀ } aa$	+	$\text{♂ } AA$
F_1	генотип	$AAaa$		
	фенотип	пурпурноцветковые		

Четыре гомологичные хромосомы автотетраплоида в мейозе могут и соединяться, и расходиться к полюсам в любых сочетаниях. Для выявления всех сочетаний аллелей и их соотношения в гаметах автотетраплоидного моногибрида (дуплекса) при хромосомном расщеплении удобно пользоваться таким графиком:



Гаметы F_1 – $1AA + 4Aa + 1aa$.

Для определения всех возможных сочетаний гамет и относительных частот зигот проще всего воспользоваться математическим способом:

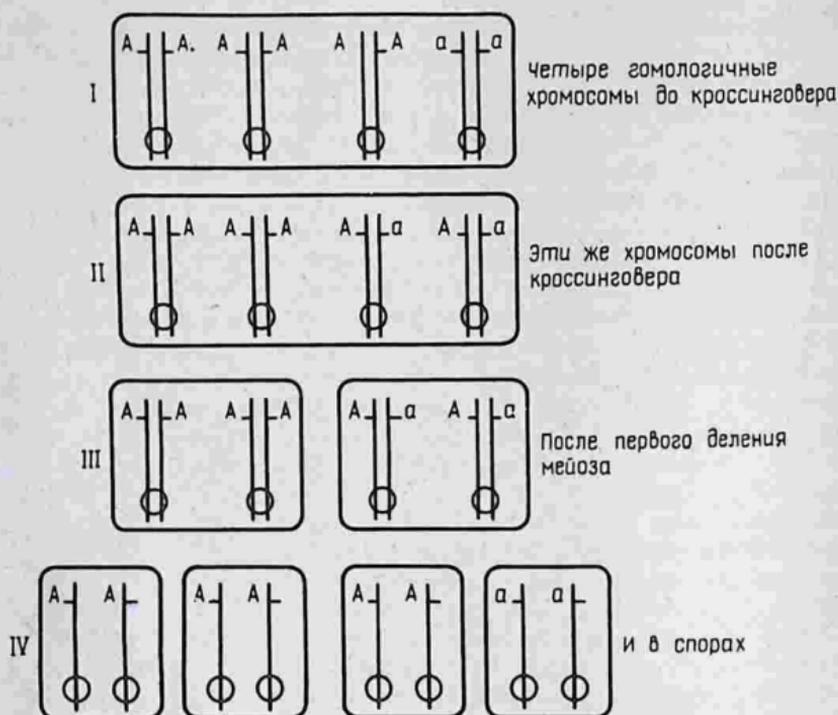


Рис. 25. Схема образования гамет, гомозиготных по рецессивной аллели, у триплекса. Аллели обозначены в каждой хроматиде. Даны только те случаи распределения дочерних хромосом, которые ведут к образованию гамет, гомозиготной по рецессивным аллелям. Конъюгация не показана.

$$(1AA + 4Aa + 1aa)^2 = 1AAAA + 8AAAAa + 18AAaa + 8Aaaa + 1aaaa.$$

Это соответствует расщеплению по генотипу. По фенотипу наблюдают два класса в соотношении: 35 пурпурноцветковых + 1 белоцветковый.

Разным состояниям одного локуса автотетраплоида соответствуют следующие названия растений: *AAAA* — квадриплекс, *AAAAa* — триплекс, *AAaa* — дуплекс, *Aaaa* — симплекс, *aaaa* — нуллиплекс.

Так как первые четыре генотипа при полном доминировании фенотипически не различаются, для их разделения требуется проверка по потомству. Дуплекс, как это уже отмечено выше, расщепляется на два фенотипических класса в соотношении 35:1, симплекс — 1:1. Что касается триплекса, то с его расщеплением дело обстоит сложнее.

Если имеется только бивалентная конъюгация, то триплекс не образует гомозиготных по рецессивной аллели гамет и его непосредствен-

ное потомство не расщепляется по фенотипу. Но в нем образуются дуплексы, поэтому через одно поколение особи с рецессивными признаками выщепляются.

У дурмана возможна тетравалентная конъюгация, и в результате кроссинговера образуется небольшое количество гамет, гомозиготных по рецессивному аллелю. Этот процесс иллюстрируется специальной схемой (рис. 25).

В связи с тем что автополиплоидия часто приводит к снижению семенной продуктивности, она имеет большое практическое значение для растений, возделываемых не ради семян и размножаемых вегетативно. Например, тетраплоидный виноград, триплоидные яблоня и банан, разной степени пloidности декоративные нарциссы, тюльпан, гиацинт, гладиолус, цикламен, хризантема.

Велика роль автополиплоидии также у культур, возделываемых не для получения семян, но размножаемых семенами. Особенно большое практическое значение имеет триплоидная сахарная свекла.

Широкое распространение в производстве получили триплоидные гибриды сахарной свеклы Кубанский полигибрид 9, Белоцерковский полигибрид 1, Белоцерковский полигибрид 2, Первомайский полигибрид 10, Киргизский 18, Вниисовский полигибрид 5. На создание нового сорта сахарной свеклы обычно затрачивается 12—15 лет, триплоидные полигибриды создают за 4—5 лет. Содержание сахара у триплоидов на 0,3—1,0% выше, чем у исходных диплоидных сортов. Прирост сахаристости корнеплодов более чем в 15 раз превышает общие темпы прироста сахаристости, учтенные за последние 70 лет (с 1911 по 1981 г.).

Получили распространение тетраплоидные клевер, турнепс, репа, редис.

Практическое значение автополиплоидии для растений, возделываемых для получения семян, показано созданием сорта ржи Белорусская тетраплоидная (сокращенно Белта). Этот сорт районирован в Белоруссии и в Нечерноземной зоне РСФСР. Его растения имеют короткий упругий стебель, устойчивый против полегания.

Анеуплоидия

Анеуплоидные организмы происходят от гамет с измененным количеством хромосом. Эти изменения возникают у всех нормальных диплоидных организмов вследствие случайных нарушений мейоза, хотя и сравнительно редко. Анеуплоидные гаметы чаще оказываются нежизнеспособными, но некоторые их типы (у разных биологических видов неодинаковые) функционируют и дают начало анеуплоидным зиготам. Некоторые из таких зигот развиваются в анеуплоидные взрослые особи. Так, имеются данные, что у человека возникает примерно 6% анеуплоидных зигот (гамет, следовательно, еще больше),

но лишь небольшая их доля развивается во взрослые особи, обладающие рядом физических и психических недостатков.

Для экспериментальных целей анеуплоиды у растений получают главным образом в потомстве триплоидов.

Все перечисленные в таблице 11 анеуплоиды называют анеусомиками (иногда применяется термин "полисомия").

11. Классификация анеуплоидов

Характер изменения хромосомного состава по сравнению с нормальным	Название организма
В диплоидном наборе недостает двух гомологичных хромосом ($2n_{I*} - 2$) и, следовательно, одна из хромосом гаплоидного набора совсем не представлена	Нуллисомик
В диплоидном наборе недостает одной хромосомы ($2n_{I*} - 1$) и одна из них является непарной	Моносомик
Нормальный двойной набор всех хромосом генома (приводится для сравнения, так как соответствующий организм не является анеуплоидом)	Дисомик
Одна из хромосом генома представлена в тройном числе и, следовательно, у организма на одну хромосому больше по сравнению с диплоидом ($2n_{I*} + 1$)	Трисомик
Одна из хромосом генома представлена четыре раза, и организм имеет на две хромосомы больше по сравнению с диплоидом ($2n_{I} + 2$)	Тетрасомик

* I — номер гомологичной пары хромосом соответствующего кариотипа.

Анеусомию определяют точно только путем цитологических исследований. Если у изучаемого объекта хромосомы морфологически идентифицируются, то говорят, что по такой-то хромосоме наблюдается тот или иной тип анеусомии. Например, у пшеницы сорта Чайниз Спринг создана полная серия нулли- и моносомиков по всем парам гомологичных хромосом (42 хромосомы — $1n_{I-VII}$ или $2n_{I-VII}$).

Определенный тип анеусомии может быть сразу по нескольким хромосомам, и тогда речь должна идти о двойном, тройном и так далее анеусомике с указанием, если это возможно, по каким парам гомологичных хромосом разные типы анеусомии могут сочетаться. Например, трисомик по 1A-хромосоме и тетрасомик по 5D хромосоме у пшеницы.

Степень летальности (полная потеря или степень ослабления жизнеспособности) анеусомиков специфична для биологического вида и зависит от хромосомы и типа анеусомии. Без специальных исследований летальность предвидеть точно невозможно. Например, у пшеницы наименее заметно отсутствие 7D хромосомы и более существенно —

отсутствие 1В и 6В. Но можно сказать, что у пшеницы наиболее жизнеспособны тетрасомики. Затем в порядке понижения жизнеспособности следуют трисомики, моносомики, нуллисомики. Растения, являющиеся нуллисомиками, выживают в крайне редких случаях. Замечено также, что чем большим числом хромосом обладает объект, тем он обычно менее существенно реагирует на анеусомию. Высокой жизнеспособностью отличаются анеусомики у межвидовых гибридов и аллополиплоидов. Все анеусомики характеризуются частичной или полной стерильностью.

Среди автоанеуплоидов особый интерес вызывают трисомики тех объектов, у которых они возникают по всем хромосомам, а последние морфологически хорошо различаются. Трисомики, хотя и обладают ослабленной жизнеспособностью, отличаются от дисомиков более сильным выражением признаков, гены которых расположены в хромосоме, представленной в тройном числе. Это позволяет судить о том, какие гены локализованы в данных хромосомах.

Наибольший и теоретический, и практический интерес представляет нуллисомия у аллополиплоидов. Так, у пшеницы получена серия из 21 нуллисомика, что позволяет создавать аналоги сортов с одной парой хромосом, замещенной на пару сорта-донора. Нуллисомики позволяют оценивать генетический вклад в развитие соответствующих признаков за счет той или иной группы сцепления (хромосомы).

ГЛАВА 9. МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Понятие биологического вида

Понятие биологического вида для генетики имеет исключительно важное значение, так как у организмов наследственная информация, как правило, представлена видоспецифическими генетическими структурами. Последние устойчиво воспроизводятся в поколениях и надежно защищены от проникновения в них структурных элементов других видов. Другими словами, генетическая система вида (геном) хорошо изолирована от других систем. Основным отличительным признаком вида является генетическая замкнутость, или изолированность особей в отношении к особям других видов.

Биологический вид — это исторически сложившаяся генетически изолированная система особей, занимающая определенный ареал. Организмы, образующие вид, составляют единое целое благодаря совершающимся более или менее регулярно в ряду поколений обменам генами на основе нормальных процессов мейоза и оплодотворения. Обособленность этой системы от других заключается в наличии барьеров, которые исключают или сильно ограничивают обмен генетической информацией между разными видами.

В случаях способности к половому размножению межвидовые гибриды обычно расщепляются так, что осуществляется возврат к исходным родительским видам; рекомбинации разных видовых свойств происходят в исключительно редких случаях.

Рассмотренные критерии применимы и к "систематическим" стерильным видам растений, размножающимся вегетативно, и к облигатным апомиктам.

Особенности межвидовой гибридизации имеют не только теоретическое, но и практическое значение. Понятие "межвидовая гибридизация" в самом широком смысле слова включает в себя любые скрещивания особей разных видов, независимо от того, относятся они к одному роду или к разным.

Понятие "отдаленная гибридизация" часто употребляют, имея в виду межвидовую и межродовую гибридизацию, а также и скрещивания сильно отличающихся форм одного биологического вида.

Один из крупнейших советских генетиков Г. Д. Карпеченко подразделил отдаленные скрещивания растений на конгруентные, в результате которых получают фертильные гибриды, и инконгруентные, гибриды которых полностью или частично стерильны. В качестве конгруентных можно привести скрещивания географически отдаленных рас одного вида, например, европейские и австралийские сорта пшеницы и близких систематических видов (*Pisum arvense* и *Pisum sativum*), легко скрещивающихся и дающих нормальное плодовитое потомство.

Нескрещиваемость биологических видов

Основной причиной нескрещиваемости представителей разных биологических видов растений является генотипически обусловленная физиологическая несовместимость. В разных случаях она проявляется специфически, выражаясь в остановке процесса оплодотворения на том или ином этапе. Иногда не прорастают пыльцевые зерна. В других случаях в тканях пестика прекращается рост пыльцевых трубок, при этом они могут лопаться, вздуться на концах, изменять направление роста на обратное. Наконец, могут изливаться свое содержимое в полости зародышевых мешков, ядра мужских гамет при этом способны даже проникать в цитоплазмы женских, но кариогамия не наступает. При некоторых межвидовых скрещиваниях кариогамия осуществляется, но зародыши гибнут или прекращают рост из-за несовместимости их обмена веществ с метаболизмом окружающих материнских тканей. Иногда образуются щуплые семена, неспособные к прорастанию в обычных условиях из-за несоответствия физиологии зародыша и эндосперма.

Известно много методов преодоления нескрещиваемости разных биологических видов. Они подробно разбираются в курсе селекции.

Опыты по межвидовым скрещиваниям проводят в таких условиях внешней среды, которые благоприятствуют цветению и плодообразованию обоих видов. Применяют реципрокные скрещивания, которые по результативности обычно бывают неравнозначными. Используют много разновидностей каждого вида, так как одни из них скрещиваются легко, другие труднее.

Самый простой метод преодоления нескрещиваемости заключается в увеличении масштабов искусственного опыления. Во многих сложных случаях его приходится применять в дополнение к другим.

Одним из самых действенных является метод опыления пыльцой, обработанной небольшими дозами проникающей радиации. Оптимальная в этом отношении доза должна подбираться для каждого объекта отдельно, она бывает значительно ниже той, которая применяется для индуцирования мутаций. Малые дозы облучения, очевидно, повреждают какие-то элементы цитоплазмы пыльцевых зерен, обуславливающие несовместимость.

В некоторых случаях дает эффект метод перевода скрещиваемых видов на более высокий уровень плоидности.

Ряд методов — опыление смесями пыльцы, предварительное вегетативное сближение, использование посредника — был предложен известным селекционером И. В. Мичуриным. В качестве компонентов пыльцесмесей используется обычно пыльца многих видов или разновидностей отцовского вида. К ней И. В. Мичурин рекомендовал добавлять небольшое количество пыльцы материнского вида. Среди полученных от такого опыления внутривидовых гибридов проводят отбор по морфологическим видовым признакам.

Предварительное вегетативное сближение заключается в сращивании растений разных скрещиваемых видов. Материнская форма обычно выполняет роль привоя. Для усиления влияния подвоя на привой у последнего удаляют листья и оставляют только цветки, которые изолируют, кастрируют и искусственно опыляют пыльцой подвоя.

Метод посредника применяют в случаях неэффективности остальных. Сущность его заключается в использовании третьего вида, скрещивающегося с обоими нескрещивающимися. Сначала скрещивают посредник с одним из них. Полученный гибрид-посредник потом скрещивают со вторым видом.

Так, И. В. Мичурин с целью повышения зимостойкости культурных сортов персика решил скрестить их с диким монгольским миндалем (бобовником), но оказалось, что они не скрещиваются. Тогда он скрестил миндаль с диким персиком Давида (из США) и вырастил гибрид, названный им Посредником, который легко скрещивается с культурным персиком; этот метод применил Г. Д. Лапченко для преодоления нескрещиваемости пшеницы с пыреем, использовав в качестве посредника гибрид пшеница × рожь.

Если нескрещиваемость является следствием гибели на одном из этапов развития семени гибридного зародыша, то последний необходимо заблаговременно извлекать и выращивать на искусственной среде. Культуру зародыша в пробирках применяют и в случае образования непрорастающего в обычных условиях семени с недоразвитыми зародышем и эндоспермом (например, у пшенично-элимусных гибридов).

Бесплодие межвидовых гибридов

Первое поколение межвидовых гибридов, как правило, характеризуется или полным бесплодием, или в разной степени пониженной по сравнению с нормальной плодовитостью. В последнем случае фертильность обычно постепенно повышается.

Известно много разных причин стерильности межвидовых гибридов: 1) отсутствие генеративных органов или клеток и гибель последних до и во время мейоза; 2) неправильное течение мейоза; 3) несовместимость хромосом одного вида с цитоплазмой другого; 4) невосприимчивость хромосом разных видов. У каждого гибрида главной бывает одна из этих причин. У одного и того же гибрида часто обнаруживаются разные причины бесплодия. У большинства из них основной его причиной является неправильное течение мейоза. Обычно у межвидовых гибридов мужская стерильность выражена сильнее, чем женская. Встречаются практически полностью мужские стерильные гибриды, но с функционирующими женскими гаметами. Это следствие меньшей устойчивости мужских гамет растений, чем женских. К тому же пыльники, содержащие небольшое число нормальных пыльцевых зерен, не вскрываются, что приводит к практически полной мужской стерильности.

Для преодоления бесплодия межвидовых гибридов применяют разные методы, выбор которых зависит от причины и характера проявления этого явления.

Самым труднопреодолимым оказывается бесплодие, проявляющееся до мейоза. Оно встречается у гибридов, возникших от скрещивания наиболее разобщенных видов, относящихся часто к разным родам, например у пшенично-элимусных. У таких гибридов генеративная фаза онтогенеза иногда не наступает и соцветия не образуются. В случае сформирования соцветий и цветков пыльники и завязи могут оказаться недоразвитыми. При развитии нормальных по форме пыльников и завязей генеративные их клетки разрушаются до или в момент мейоза. В основе всех этих нарушений лежат расстройства физиологического характера. Бесплодие такого типа рекомендуется преодолевать путем выращивания гибридов в наиболее благоприятных для цветения и плодообразования условиях и продления периода вегетации, например в камерах искусственного климата.

Неправильное течение мейоза наблюдается у подавляющего большинства межвидовых гибридов. Сущность нарушений заключается в отсутствии конъюгации всех или части хромосом и образовании унивалентов, что является следствием негомологии хромосом разных видов. Дополнительной причиной образования унивалентов в соответствующих случаях является разное количество хромосом у скрещиваемых видов.

Наличие унивалентов в первом делении мейоза приводит к случайному их распределению к полюсам или выбрасыванию за пределы веретена и возникновению анеуплоидных нежизнеспособных спор и гамет. Отсутствие бивалентов или небольшое их число влечет за собой глубокое расстройство мейоза и практически полную стерильность. Наличие большого числа бивалентов и, следовательно, небольшого — унивалентов обуславливает сравнительно малые нарушения мейоза и вызывает обычно или неполную стерильность, или полную, только мужскую.

Неполное бесплодие не создает значительных препятствий в селекционно-генетической работе с межвидовыми гибридами.

При полной мужской и неполной женской стерильности первого поколения межвидовых гибридов второе поколение обычно получают путем возвратных скрещиваний с одним из родительских видов, что во многих случаях не противоречит плану и задачам селекции. В других случаях приходится проводить опыление пылью измельченных или вскрытых пыльников. С помощью этого приема удается получать большое количество семян.

При полной мужской и женской стерильности первого поколения межвидовых гибридов для обоснованного выбора метода ее преодоления необходимо проводить исследования мейоза. Если он протекает нормально, то причины стерильности проявляются позже (речь о них пойдет ниже). Если в мейозе наблюдается полное отсутствие конъюгации хромосом и биваленты не образуются или имеется небольшое число их, то бесплодие преодолевают путем удвоения числа хромосом. Цель этого удвоения легче объяснить с помощью геномных формул. Если геномы двух биологических видов, например сурепицы и черной горчицы, обозначить буквами А и В соответственно, скрещивание их в геномных формулах будет записано следующим образом:

$$\begin{array}{l}
 PP - \quad \quad \quad AA \times BB \\
 \quad \quad \quad \quad \quad 20 \quad \quad 16 \\
 \text{Гаметы } PP - \quad \text{♀} \quad A \quad + \quad \text{♂} \quad B \\
 \quad \quad \quad \quad \quad 10 \quad \quad \quad \quad 8 \\
 F_1 - \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad AB \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad 18
 \end{array}$$

Под каждой формулой написано соответствующее виду основное число хромосом. Исследования мейоза показывают, что у рассматри-

ваемого гибрида наблюдаются только униваленты (18). Этим он сходен с гаплоидом. Все межвидовые гибриды, имеющие геномную формулу типа AB , называют амфигаплоидами, или аллодиплоидами.

Если у амфигаплоида удвоить число хромосом с помощью, например, колхицина, то возникнет организм, обозначаемый термином "амфидиплоид" (или "аллотетраплоид"):

К-митоз



Полученный амфидиплоид является плодовитым. В первом делении мейоза у него образуются биваленты, так как имеющийся набор хромосом состоит лишь из гомологичных пар (18 пар).

Амфидиплоидия, как метод преодоления бесплодия, не всегда приводит к нужным результатам. Если у амфигаплоида наблюдается поливалентная конъюгация значительной части хромосом, то амфидиплоид может быть бесплодным, как и исходный амфигаплоид. Причина бесплодия будет заключаться в образовании в мейозе поливалентных комплексов хромосом.

У только что полученных амфидиплоидов, как правило, имеются некоторые отклонения от обычного течения мейоза и наблюдается снижение плодовитости, являющейся следствием неполного соответствия между геномным составом и плазмоном. Некоторые амфидиплоиды при нормальном мейозе практически совершенно бесплодны из-за значительных несоответствий между хромосомами одного из геномов и плазмоном. Плодовитость амфидиплоидов повышается путем отбора на этот признак в ряду поколений.

Если вегетативно размножаемые бесплодные виды растений представляют практический интерес, то возникает потребность в восстановлении их плодовитости для получения семян в целях селекции. Многие из таких видов являются межвидовыми гибридами амфигаплоидной структуры и восстанавливают плодовитость на амфидиплоидном уровне. В качестве примера можно назвать перечную мяту (*Mentha piperita*, $2n = 72$), почти полностью стерильную и имеющую типичные для межвидовых гибридов нарушения мейоза. Полученные с помощью колхицина амфидиплоидные формы перечной мяты ($2n = 144$) в достаточной степени плодовиты.

Физиологическое несоответствие между хромосомами и цитоплазмой (геномом и плазмоном) выявляется иногда уже в момент межвидового скрещивания, приводя к гибели зиготы или зародыша и обуславливая нескрещиваемость разных видов. Но во многих случаях это несоответствие проявляется только в гаметофите и вызывает стерильность гибридов.

Встречаются амфигаплоидные межвидовые гибриды, характери-

зующиеся правильным мейозом и бесплодием, обусловленным несоответствием между одним из геномов амфигаплоида и плазмомом. Так, при реципрокных скрещиваниях двух видов водосбора (*Agilegia vulgaris*, $2n = 14$, *A. chrysantha*, $2n = 14$) в мейозе у гибридов первого поколения образуются только биваленты, но значительная часть гамет дегенерирует. Второе поколение гибридов оказывается похожим на тот вид, который при скрещивании был матерью и, следовательно, передал гибриду цитоплазму. Это объясняется дегенерацией гамет, унаследовавших преимущественно отцовские хромосомы гибрида.

Другой тип стерильности, проявляющийся позже правильно протекающего мейоза, наблюдается у гибридов от скрещивания двух видов гороха (палестинского — *Pisum humile*, $2n = 14$) и обыкновенного — *P. sativum*, $2n = 14$). Эти гибриды в первом поколении в значительной степени бесплодны, во втором — наблюдается большая часть стерильных, маложизнеспособных и уродливых растений, имеющих обычное диплоидное число хромосом. Описанные явления объясняются гибелью или ненормальным функционированием гамет и зигот, наследующих несовместимые гомологичные хромосомы разных родительских видов.

Стерильность межвидовых гибридов, проявляющаяся после мейоза, обычно не бывает абсолютной. Если она выражена значительно, то для ее преодоления можно рекомендовать возвратные скрещивания с одним из родителей, увеличение масштабов работ и продление периода вегетации гибридов.

Наследование при межвидовой гибридизации

Первое поколение межвидовых гибридов по комплексу признаков обычно занимает промежуточное положение, то есть гибриды примерно одинаково похожи на обоих родителей или немного уклоняются в сторону одного из них.

При скрещивании культурных видов с дикими доминируют последние. У гибридов возникают новые состояния признаков и свойств, часто имеющие практическое значение, и проявляется повышенная по сравнению с обоими родителями мощность роста.

Эти особенности можно закрепить путем вегетативного размножения, что иногда и делают в селекции вегетативно размножаемых культур, возделываемых не для получения семян (например, картофеля). Если гибриды неспособны к вегетативному размножению, но представляют практический интерес, то гибридные семена необходимо получать каждый раз заново. В достаточно больших масштабах это можно делать только в случаях хорошей скрещиваемости видов при использовании специальных методов массовой кастрации или при высоких коэффициентах размножения (например, табака).

Для закрепления свойств первого поколения межвидовых гибридов, которые предполагается возделывать с целью получения семян, требуется одновременно полностью восстанавливать их плодовитость. Эти две задачи вместе могут быть решены методом амфидиплоидии и многократного отбора на плодовитость (например, при создании сортов тритикале). В результате должны возникать новые амфидиплоидные биологические виды. Они, действительно, возникали неоднократно в процессе исторического развития растений (*T. durum*, *T. aestivum*). Путем амфидиплоидии можно искусственно создавать новые виды растений, не существующие в природе.

Первое поколение межвидовых гибридов сравнительно редко представляет практический интерес. Селекционеры чаще прибегают к межвидовой гибридизации не для получения промежуточных форм, а в целях придания какому-нибудь виду одного или нескольких свойств другого, для чего необходимо получать последующие расщепляющиеся поколения. В этих поколениях возникает большое разнообразие особей со всевозможными сочетаниями видовых свойств и новых состояний признаков.

Если любой межвидовой гибрид размножить на амфигапloidном уровне путем пересева, то в конце концов (обычно в пятом-шестом поколениях) возникнет популяция, состоящая из особей, относящихся к одному и к другому родительским видам, а промежуточных, еще не расщепившихся форм не сохранится. В основе этого явления лежит своеобразное поведение хромосом при размножении амфигапloidов, у которых в мейозе образуются и биваленты и униваленты. Случайное распределение унивалентов приводит к образованию анеуплоидных гамет, большинство из которых дегенерирует. Наибольшей выживаемостью обладают гаметы, содержащие полный или почти полный набор хромосом одного вида. От случайного соединения женских и мужских гамет, содержащих преимущественно хромосомы одного вида, возникают наиболее жизнеспособные и плодовитые зиготы. Осуществляется процесс обособления хромосом каждого вида. Этот процесс продолжается из поколения в поколение до полного восстановления кариотипов исходных видов. Несмотря на восстановление исходных систем хромосом и видовых признаков, некоторые особи наследуют отдельные признаки другого вида, что является следствием переноса генов из одного генома в другой путем кроссинговера и транслокации. Такой перенос генов называют интрогрессией. Частота интрогрессии определенных генов бывает очень низкой, но она может повышаться путем систематического отбора во всех поколениях особей с соответствующими признаками.

Интрогрессивную селекцию чаще осуществляют путем насыщающих скрещиваний. Например, топинамбур скрещивают с культурным подсолнечником для повышения устойчивости последнего к милдью и

другим болезням. В первом поколении доминируют нежелательные признаки топинамбура. Путем насыщающих скрещиваний и отбора особей культурного типа, не болеющих милдью при искусственном заражении, создают устойчивые формы культурного подсолнечника.

При расщеплении межвидовых гибридов формы, сочетающие свойства разных видов, в большинстве случаев неконстантны. Устойчивым оказывается лишь такое объединение генетических элементов разных видов, которое обеспечивает бивалентную конъюгацию всех хромосом и соответствие между хромосомами и цитоплазмой. Такие удачные сочетания встречаются сравнительно редко, а их получение связано с преодолением значительных трудностей.

Закономерности наследования при межвидовой гибридизации проявляются своеобразно, если скрещиваются амфидиплоидные по происхождению виды. Чтобы разобраться в этих особенностях, надо знать геномный состав исходных видов. В связи с этим рассмотрим методы выявления геномного состава.

Геномный анализ

Специальный метод генетических исследований, направленный на выявление геномного состава биологических видов, основан на скрещиваниях предположительно амфидиплоидных видов с составляющими их простыми видами и подсчете чисел бивалентов и унивалентов в мейозе полученных гибридов.

Видовой состав рода *Brassica* представляет собой один из самых удобных примеров для первого знакомства с геномным анализом. Сопоставление соматических чисел хромосом шести видов (табл. 12) этого рода приводит к предположению об автодиплоидии первых трех видов и об амфидиплоидном происхождении остальных. Соматическое число хромосом каждого предположительно амфидиплоидного вида представляет собой сумму основных чисел хромосом двух простых видов ($36 = 20 + 16$; $38 = 20 + 18$; $34 = 16 + 18$). Обозначив геномы простых видов разными буквами латинского алфавита, можно в последнюю графу таблицы вписать предполагаемые формулы геномов всех рассматриваемых видов.

12. Число хромосом и геномные формулы видов рода *Brassica*

Названия видов	Соматические числа хромосом	Геномные формулы
Сурепица и репа – <i>B. campestris</i>	20	AA
Черная горчица – <i>B. nigra</i>	16	BB
Капуста – <i>B. oleracea</i>	18	CC
Сарептская горчица – <i>B. juncea</i>	36	AA ¹ BB ¹
Рапс и брюква – <i>B. napus</i>	38	AA ¹ CC
Абиссинская горчица – <i>B. carinata</i>	34	BBCC

Соответствие гипотетических формул истине доказывается экспериментально. Для этого следует скрестить сарептскую горчицу отдельно с сурепицей и с черной горчицей и подсчитать число бивалентов и унивалентов в мейозе у каждого из двух полученных гибридов. Можно определить теоретически, какими должны быть результаты этих подсчетов. Для этого надо записать скрещивание сарептской горчицы с сурепицей в геномных формулах (для удобства под формулами подписаны соответствующие им числа хромосом):

$$\begin{array}{r}
 PP \text{ ————— } AABV \times AA \\
 \qquad \qquad \qquad 36 \qquad \qquad 20 \\
 \text{Гаметы } PP \text{ ————— } \text{♀ } AV + \text{♂ } A \\
 \qquad \qquad \qquad 18 \qquad \qquad 10 \\
 F_1 \text{ ————— } AAV \\
 \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad 28
 \end{array}$$

Полученный полуторный набор геномов называют сесквидиплоидным. Хромосомы геномов *A* этого сесквидиплоида должны конъюгировать и образовывать столько бивалентов, сколько хромосом в геноме, то есть 10. Восемь хромосом генома *B* должны остаться в унивалентном состоянии. Экспериментальные данные полностью совпадают с теоретически ожидаемыми. Следовательно, с помощью рассмотренного скрещивания доказывается наличие генома *A* в хромосомном наборе горчицы сарептской. Наличие у горчицы сарептской генома *B* доказывалось путем скрещивания с черной горчицей:

$$\begin{array}{r}
 PP \text{ ————— } AABV \times BV \\
 \qquad \qquad \qquad 36 \qquad \qquad 16 \\
 \text{Гаметы } PP \text{ ————— } \text{♀ } AV + \text{♂ } BV \\
 \qquad \qquad \qquad 18 \qquad \qquad 8 \\
 F_1 \text{ ————— } AVB \\
 \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad 26
 \end{array}$$

У полученного сесквидиплоида теоретически должно быть в мейозе столько унивалентов, сколько хромосом в геноме *A*, и столько бивалентов, сколько хромосом в геноме *B*, то есть 10 унивалентов и 8 бивалентов. Эти теоретически ожидаемые данные тоже полностью совпадают с экспериментальными. Так, с помощью двух описанных скрещиваний производится геномный анализ сарептской горчицы. Таким же образом была доказана правильность всех геномных формул, помещенных в табл. 12. У рода *Brassica* хромосомы исходных видов конъюгируют в мейозе в пределах геномов одного вида, то есть только гомологичные хромосомы. Геномный анализ в таких случаях осуществляется легко. Сложнее вести его при наличии конъюгации между хромосомами разных геномов.

С помощью геномного анализа было установлено амфидиплоидное происхождение многих диких и культурных видов растений, в том

14. Соматическое число хромосом амфидиплоидных культурных видов и их предполагаемых исходных видов

Название видов		Соматические числа хромосом
амфидиплоидных	автодиплоидных (исходных)	
Хлопчатник – <i>Gossypium barbadense</i>		52
	<i>G. raimondii</i>	26
	<i>G. herbaceum</i>	26
Слива – <i>Prunus domestica</i>		48
	Терн – <i>P. spinosa</i>	32
	Алыча – <i>P. divaricata</i>	16
Табак – <i>Nicotiana tabacum</i>		48
	<i>N. silvestris</i>	24
	<i>N. tomentosа</i>	24
Махорка – <i>Nicotiana rustica</i>		48
	<i>N. paniculata</i>	24
	<i>N. undulata</i>	24

Синтез и ресинтез видов

Синтез видов может быть осуществлен на основе объединения геномов двух простых видов и удвоения числа хромосом (например, тритикале). Ресинтез видов представляет собой процесс воспроизведения существующего вида на основе скрещивания современных форм видов, геномы которых составляют сложный геном ресинтезируемого вида.

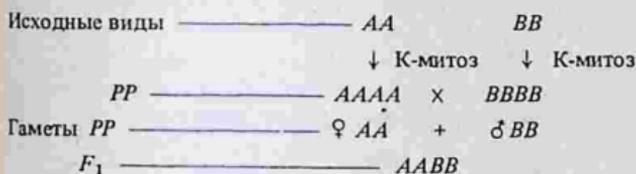
В начале XIX века в Европу случайно завезли африканскую болотную траву – *Spartina alterniflora* ($2n = 70$), которая распространилась и произрастала совместно с европейской болотной травой – *S. stricta* ($2n = 56$). В начале XX века появилась новая болотная трава – *S. townsendii* ($2n = 126 = 70 + 56$) – амфидиплоид двух ранее названных видов. Она вынослива, более приспособлена и повсеместно вытесняет исходные виды. В Нидерландах ее разводят для укрепления дамб.

Это один из немногих примеров естественного синтеза нового вида, который происходил, по существу, под наблюдением ученых. Случайно в природе создалась возможность удачной амфидиплоидной комбинации и она реализовалась. Этот пример подтверждает, что все возможные в естественных условиях удачные амфидиплоидные комбинации уже были реализованы, и поэтому искусственный синтез новых видов редко завершается созданием хозяйственно ценных форм.

“Механизм” естественного синтеза новых видов, очевидно, заключается в следующем. Амфигаплоиды, от которых происходят высокофертильные амфидиплоиды, характеризуются наличием в мейозе только унивалентов и почти полной стерильностью.

Жизнеспособные споры и гаметы возникают в тех редких случаях, когда все хромосомы в анафазе первого деления мейоза отходят к одному полюсу или мейоз заменяется реституционным делением либо митозом. Эти жизнеспособные гаметы обладают соматическим числом хромосом и называются нередуцированными. Хотя они образуются редко, вероятно возникновение от них следующих поколений, особенно при широких масштабах естественных процессов.

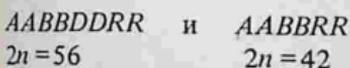
Использование нередуцированных гамет лежит в основе одного из методов искусственного синтеза амфидиплоидов. Он требует больших масштабов скрещиваний и выращивания многочисленного первого поколения гибридов. Второй метод — искусственное удвоение числа хромосом у амфигаплоида с помощью колхицина (описан выше). Сущность третьего метода заключается в предварительном переводе исходных видов на тетраплоидный уровень. Тетраплоиды дают диплоидные гаметы, от соединения которых возникают сразу амфидиплоидные гибриды:



Четвертый метод — получение новых амфидиплоидов путем скрещивания двух амфидиплоидных видов.

В 1924 году Г. Д. Карпеченко методом использования нередуцированных гамет получил межродовой амфидиплоид редьки (*Raphanus sativus*, $2n = 18$) и капусты (*Brassica oleracea*, $2n = 18$), названный *Raphanobrassica* ($2n = 36$), который не имел практического значения, но сыграл важную роль в становлении теории межвидовой гибридизации.

Многие ученые неоднократно и разными способами создавали амфидиплоиды при скрещивании мягкой (*T. aestivum*, $2n = 42$) или твердой (*T. durum*, $2n = 28$) пшеницы с рожью (*Secale cereale*, $2n = 14$), называемые *Triticale* ($2n = 56$ или $2n = 42$). Впервые тритикале было получено немецким ученым (1888 г.) В. Римпау. Если использовать уже известные нам общепринятые буквенные обозначения геномов, входящих в хромосомный состав пшениц, а геном ржи обозначить, как это тоже общепринято, буквой *R*, то можно написать геномные формулы *Triticale*:



Ржано-пшеничные амфидиплоиды представляют практический интерес, но обладают пониженной плодовитостью (череззерницей). Это частичное бесплодие преодолевается непрерывным отбором в популя-

Аллоанеуплоидия

Анеусомики амфидиплоидных видов более жизнеспособны, чем автодиплоидных. В состав амфидиплоидов входят родственные геномы, отличающиеся по многим локусам, но сходные по большинству из них. Большинство локусов каждой хромосомы одного генома имеет сходные в другом геноме. Такие хромосомы называют гомеологичными, они взаимозаменяемы. Утеря или добавление одной хромосомы у полиплоида является меньшим отклонением от нормы, чем у диплоида. У аллогексаплоидов даже нуллисомики жизнеспособны, так как потеря пары гомологичных хромосом в достаточной степени компенсируется оставшимися четырьмя гомеологичными.

Американский генетик Сирс получил полную серию нуллисомиков мягкой пшеницы сорта Чайниз спринг, на основе изучения которых удалось определить локализацию некоторых генов в определенных хромосомах и отнести каждую из 21 хромосомы к одному из трех геномов.

Имея нуллисомик какого-нибудь сорта, можно путем насыщающих скрещиваний и отбора вывести нуллисомный аналог по соответствующей хромосоме любого другого сорта. Если вместо генных или геномных формул записывать числа хромосом, то система скрещиваний, приводящая к созданию нуллисомного аналога, будет выглядеть для мягкой пшеницы так:

PP_1	40	x	42
	нуллисомик		дисомик
Гаметы PP_1	♀20	+	♂21
F_1	41		
	моносомик		
PP_2	41	x	42
	моносомик		дисомик
Гаметы PP_2	♀ 20 + 21	+	♂ 21
F_{II}	41	+	42
	моносомик		дисомик
PP_3	41	x	42
	моносомик		дисомик

В результате 5–12 насыщений (в зависимости от необходимой точности работы) создается моносомный аналог данного сорта. Нуллисомик получают путем самоопыления моносомика: 41×41 ; гаметы – ♀ 20 + 21 + ♂ 20 + 21; F_1 от самоопыления образует три класса генотипов с частотой: 1 нуллисомик (40) + 2 моносомика (41) + 1 дисомик (42).

Таким способом на основе серии анеусомиков сорта Чайниз спринг можно создать серии моносомиков и нуллисомиков любого сорта мягкой пшеницы. Это дает возможность изучать генетические особенности

Хромосомные мутации

Хромосомными называются мутации, возникающие путем перестройки структуры хромосом и хроматид; обозначаются они терминами хромосомные и хроматидные aberrации, а возникают при разрывах хромосом или хроматид, вызванных действием мутагенов. Фрагменты хромосом, не имеющие центромера, или утрачиваются клетками в процессе их деления, или присоединяются к частям хромосом, обладающим центромерами. В последнем случае или восстанавливается прежняя структура, или создаются новые путем перегруппировки локусов в пределах одной хромосомы и между разными хромосомами.

Мутации классифицируют на ряд типов в зависимости от характера перестройки хромосом (рис. 26).

Нехватка — утрата части хромосомы. Если утрачивается конец хромосомы, то образуется терминальная (концевая) нехватка, или дефиценси. Иногда хромосома теряет оба конца. Укороченные плечи хромосомы могут соединиться, и образуется замкнутая (кольцевая) структура, наблюдаемая в метафазе митоза. Если внутри одного плеча хромосомы произойдет два разрыва, то может выпасть внутренний фрагмент и образоваться внутренняя нехватка — делеция.

Дупликация — это увеличение числа одинаковых участков одной хромосомы. Возникают они одновременно с делециями, когда фрагмент, выпавший из одной хромосомы, не теряется а присоединяется к гомологичной.

Инверсия — изменение порядка чередования локусов в части хромосомы. Возникает в результате двух разрывов в одной хромосоме и восстановления ее прежнего состава путем сращивания разрывов после перевертывания фрагментов. Если инвертированный (перевернутый) фрагмент лежит целиком в одном плече хромосомы (не затрагивает центромеру), то инверсию называют *парацентрической*, а если затрагивает и центромеру, то — *перичцентрической*. **Инсерция** — это перестановка участков внутри одной хромосомы.

Перечисленные выше типы мутаций относятся к **внутрихромосомным** изменениям.

Транслокация — это обмен участками между негомологичными хромосомами.

Хромосомные мутации возникают спонтанно или индуцируются теми же мутагенами, что и генные. Мелкие нехватки и дупликации методами гибридологического анализа иногда трудно отличить от генных мутаций.

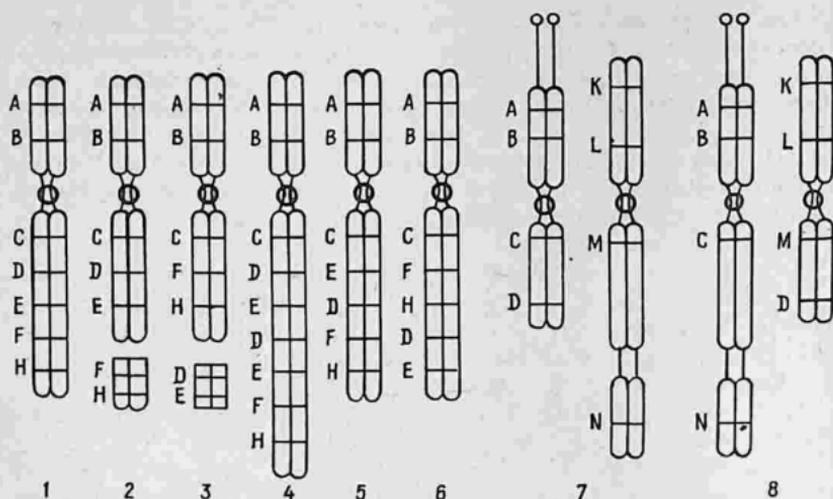


Рис. 26. Схема хромосомных мутаций:

1 — исходная хромосома; 2 — дефицис; 3 — делеция; 4 — дупликация; 5 — инверсия (парацентрическая); 6 — инсерция; 7 — две исходные хромосомы; 8 — реципрокная транслокация.

Фенотипический эффект хромосомных мутаций морфологически проявляется часто в виде уродств, только мелкие перестройки — хромосомные aberrации могут обусловить изменение признака в пределах нормы. Все хромосомные мутации, кроме мелких перестроек, приводят к ослаблению жизнеспособности. Крупные хромосомные перестройки в гомозиготном состоянии летальны, в гетерозиготном — проявляются как доминантные гены.

Многие типы хромосомных мутаций (инверсии, инсерции, взаимные транслокации и взаимно компенсирующие друг друга нехватки и дупликации) не изменяют состав генов, а меняется только взаимное их расположение в хромосомах. Несмотря на это, они приводят к фенотипическим изменениям, обозначаемым термином "эффект положения".

Среди индуцированных хромосомных мутаций полезные для эволюции перестройки хромосом могут встречаться в случае реализации генов гетерохроматина. Хромосомные мутации могут быть использованы в селекции для создания новых групп сцепления, как это, например, сделано у тутового шелкопряда. У этой бабочки выход шелка выше из коконов гусениц мужского пола, поэтому целесообразно выращивать только их в шелководческих хозяйствах. Для решения соответствующей задачи было использовано индуцирование хромосомных мутаций.

Ген, определяющий окраску оболочки яиц, был транслоцирован в половую хромосому (X^-). Здесь X^- — означает локализацию в X -хромосоме рецессивного аллеля гена. В результате от скрещивания самок линий с неокрашенными яйцами (X^+Y) и самцов с окрашенными яйцами (X^-X^-) возникают окрашенные и неокрашенные яйца в соотношении 1:1. Аллель темной окраски — рецессивен. В яйцах с зародышами самцов он не проявляется, так как находится в гетерозиготном состоянии (X^+X^-), а в яйцах с зародышами самок проявляется (X^-Y), так

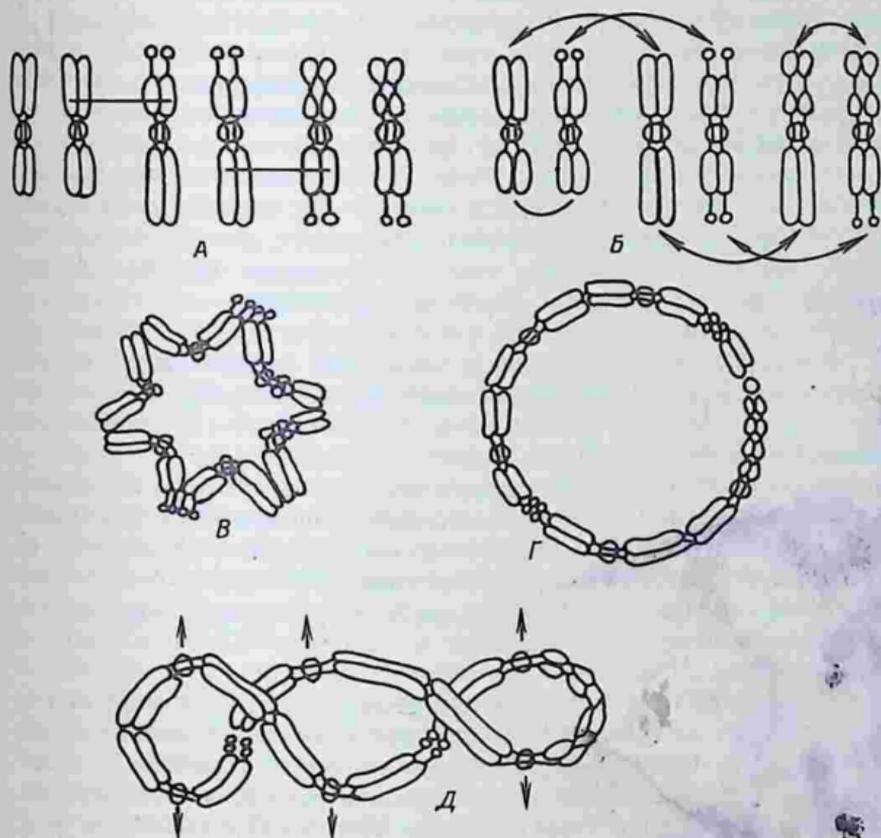


Рис. 27. Схема мейоза при наличии транслокаций:

А — исходный набор хромосом (линиями показаны места транслокаций); Б — этот же набор хромосом, перестроенный двумя реципрокными транслокациями (стрелками показаны концевые гомологичные участки хромосом); В — конъюгация хромосом до терминализации хиазм; Г — конъюгация хромосом в профазе первого деления мейоза после терминализации хиазм (образование кольцеобразного комплекса); Д — спирализация кольца в метафазе первого деления мейоза (стрелки показывают направления движения центромер к полюсам веретена).

как находится в гемизиготном состоянии. В производстве используются только светлые яйца, которые выделяются на машинах с фотоэлементом. Создана и более совершенная генетическая система путем транслоцирования в половую хромосому летальной мутации. В результате отпала необходимость в сортировании яиц.

В эволюции организмов хромосомные мутации играют важную роль. Именно этот тип мутаций приводит к генетической обособленности видов. Например, у некоторых видов энотеры в мейозе образуются кольцеобразные хромосомные комплексы, что связано с наличием нескольких реципрокных транслокаций. Это хорошо видно на модельном примере. Допустим, что гипотетический вид имеет комплекс из трех пар морфологически отличающихся хромосом (рис. 27, А). В результате двух реципрокных транслокаций этот комплекс видоизменяется (рис. 27, Б). Негомологичные хромосомы приобретают гомологичные участки, а гомологичные хромосомы приобретают негомологичные участки, и возникает так называемая гетерозигота по транслокациям. В профазе первого деления мейоза благодаря конъюгации всех гомологичных участков возникает один звездообразный комплекс (рис. 27, В). После терминализации хиазм комплекс приобретает вид кольца (рис. 27, Г). В метафазе первого деления это кольцо в части клеток изгибается и возникают фигуры разной степени спирализации (рис. 27, Д). Такая ориентация хромосом обеспечивает правильное расхождение унивалентов к полюсам и образование сбалансированных жизнеспособных гамет.

В тех случаях, когда в метафазе кольцо не спирализуется, правильного расхождения генетического материала к полюсам не происходит. Кольцо разрывается на две части в случайных местах. К каждому из полюсов могут отойти или все гомологичные части хромосомного комплекса, или ни одного. Возникают несбалансированные жизнеспособные гаметы. Поэтому гетерозиготы по транслокациям обычно частично стерильны.

Описанный механизм мейоза препятствует рекомбинации хромосом. Известны виды энотеры, у которых все 14 хромосом входят в кольцеобразный комплекс, а в анафазе первого деления мейоза он разделяется так, что образуются всегда два генотипически разных, но постоянных диплоидных наборов хромосом. У *Oe. biennis* двум подобным комплексам хромосом даны названия *tubens* и *albicans*. Интересно, что каждая особь рассматриваемого вида всегда содержит только разные гаплоидные комплексы хромосом, так как пыльцевые зерна, содержащие *albicans*, и зародышевые мешки, содержащие *tubens*, abortируют. Поэтому при оплодотворении всегда объединяются разные гаплоидные наборы, благодаря чему постоянно поддерживается гетерозиготность по транслокациям. Известен и другой механизм поддержания транс-

локаций в гетерозиготном состоянии, заключающиеся в летальности гомозигот. Цитологически можно обнаружить лишь достаточно крупные хромосомные перестройки.

Генные мутации

Генными, или точковыми, называют мутации, заключающиеся в изменении структуры генов. Эти изменения выражаются в выпадении, вставке или замене одного или нескольких мононуклеотидов.

Мутационные перестройки молекулярной структуры генов носят случайный характер, и поэтому большинство генных мутаций фенотипически проявляются в виде разных аномалий, а с практической точки зрения являются вредными или бесполезными: вильчатая форма крыльев у дрозофилы, глянецвитость проростков, ломкий стебель у кукурузы, сложное соцветие, скрученный лист у томата. Некоторые мутации бывают практически полезными: отсутствие горького и ядовитого алкалоида у желтого люпина, платиновая окраска шерсти у норки и тому подобные.

Генные мутации фенотипически не отличаются от хромосомных. Генетический метод сравнения генных и хромосомных мутаций основан на обратимости первых. Хотя и редко, но наблюдаются так называемые обратные генные мутации, связанные с возвратом к исходной молекулярной структуре гена и его фенотипическому проявлению.

Возврат к исходной молекулярной структуре гена или хромосомы происходит под контролем репарирующей системы клетки, то есть системы залечивания повреждений в структуре генетического материала. Если мутаген вызвал разрушение ДНК с потерей части нуклеотидов одной из комплементарных нитей, то репарация образовавшейся "дыры" на одной из нитей молекулы ДНК, подобной $\begin{matrix} \text{АТГЦТЦ} \\ \text{ТАЦ. ЦГ} \end{matrix}$, осуществляется по принципу комплементарности под контролем ДНК-зависимой ДНК-полимеразы. В случае разрывов обеих нитей ДНК с утерей нескольких пар нуклеотидов или заменой их аналогами в действие вступают рестриктазы, вырезающие нетипичные для гена участки, эндонуклеазы и ДНК-лигазы. При этом залечивание разрывов в ДНК с восстановлением исходной структуры происходит под контролем специальных репарационных генов-операторов, вводящих в действие репарационные гены и необходимые ферменты.

Спонтанно генные мутации возникают сравнительно редко со средней частотой примерно 30 мутаций одного типа на миллион изученных гамет. Наблюдаются значительные отклонения в обе стороны от этой средней частоты: одни гены мутируют значительно чаще других. Мутация одного гена может тормозить изменение другого (явление интер-

ференции). Частота мутирования одних и тех же генов в разных генотипах может изменяться в десятки и сотни раз. Считается, что в среднем 1–2 гаметы из 10 мутируют. По современным представлениям большинство мутаций относится к полигенам слабого действия, контролирующим генетически сложные количественные признаки. Чтобы отличить микромутации от модификаций соответствующих признаков необходимо применять специальные статистические методы.

Частота генных мутаций находится под контролем естественного отбора. Этот контроль осуществляется посредством системы генов репарации и рекомбинации.

Индукция мутаций

Частоту возникновения мутаций можно значительно повысить с помощью специфических, мутагенных факторов. Используемые в генетике и селекции мутагены подразделяются на физические и химические. Среди физических мутагенных факторов наибольшее значение имеет ионизирующее излучение (рентгеновское, гамма, бета и альфа). За исключением небольшого числа специальных, особо точных опытов, дозу облучения измеряют рентгенами (Р).

Ионизирующие излучения в сколько-нибудь значительных дозах оказывают на организмы вредное действие. Доза, убивающая все обработанные организмы, называется летальной. Разные биологические виды и даже разновидности одного вида обладают разной радиочувствительностью. Для сравнения радиочувствительности разных образцов чаще используют так называемую критическую (сублетальную) дозу, при которой выживает примерно половина организмов. Критические дозы облучения семян в килорентгенах (кР) для некоторых культурных растений следующие: подсолнечник – 7, кукуруза – 10, мягкая пшеница – 15–20, клеверина – 50, горчица – 100.

Причины генетической специфики в радиочувствительности точно не установлены. Они, вероятнее всего, зависят от многих факторов. Например, от плоидности: критическая доза диплоидной гречихи составляет 20 килорентген, а тетраплоидной – 52.

Радиочувствительность зависит и от факторов внешней среды. Например, повреждающий эффект радиации и частота мутаций возрастают с повышением концентрации кислорода. Колхицин, углекислый газ снижают повреждающий эффект и частоту мутаций, поэтому их называют антимутагенами.

По современным представлениям ионизирующие излучения действуют непосредственно на ДНК, ионизируя и возбуждая ее молекулы в атомы, или путем ионизации молекул воды, ионы которой реагируют с ДНК.

Во многих опытах было установлено, что число обнаруживаемых

генных и мелких хромосомных мутаций увеличивается до определенного предела прямо пропорционально дозе облучения. Так, в одном из опытов облучение семян пшеницы при повышении дозы до 10 кР приводило к увеличению числа заметных мутаций. Снижение числа обнаруживаемых мутаций с дальнейшим увеличением дозы облучения объясняется гибелью сильно пораженных клеток.

В настоящее время обнаружено более 400 разных химических мутагенов. Сила их действия на организм зависит от концентрации активных соединений в растворах и времени воздействия на объект.

К химическим мутагенам относятся ингибиторы синтеза предшественников нуклеиновых кислот (азагуанин, азасерин, 5-аминоурацил, бензимидазол, кофеин, избыток урацила и др.), аналоги азотистых оснований, включающихся в нуклеиновые кислоты (аналоги тимина — 5-бром —, 5-хлор —, 5-йодурацила, 2-аминопурина). Наиболее эффективны алкилирующие соединения (сернистый иприт, азотистый иприт, диалкилсульфаты, этиленимины, диазосоединения и др.). Мутагенами являются также окислители (азотистая кислота), акридиновые красители (профлавин, акридиновый оранжевый), 1,2-бензантрацен, 3,4-бензпирен (канцерогенные ароматические углеводороды).

Мутагенность каждой группы химических веществ объясняется по-разному. Химические мутагены вступают в реакции с ДНК (например, гидроксилламин) или ее производными, тем самым разрывая ее или нарушая процесс самокопирования (энольная форма тимина и бромурацила). Известны и другие мутагенные факторы, например старение семян, гены-рекомбинаторы и др.

Сравнительное изучение разных мутагенов позволило установить специфичность их действия. Так, ионизирующая радиация и некоторые химические мутагены, например иприт, вызывают хромосомные и генные мутации. Ультрафиолетовые лучи и большинство химических мутагенов вызывают преимущественно генные мутации. Наибольшей специфичностью обладают химические мутагены. В опыте с горохом было установлено, что гамма-лучи индуцируют много скороспелых мутантов, этилметансульфонат — растений с большим количеством компактно расположенных бобов, этиленимин вызывает сравнительно большое число мутаций карликовости у пшеницы, кукурузы и других культур.

Основные закономерности мутационного процесса можно сформулировать следующим образом: способность к мутациям является неотъемлемым свойством живого; мутации возникают в разных направлениях; мутации случайны; подавляющее большинство мутаций не дает преимуществ несущим их особям в популяции; полезные мутации сравнительно редки.

Подавляющее большинство мутантных аллелей рецессивны по отношению к исходным ("дикого" типа), а два аллеля одного гена,

как правило, одновременно не мутируют. Поэтому мутации выявляются лишь начиная со второго поколения, преимущественно при самоопылении, считая от момента воздействия мутагена, по мере перехода в гомозиготное состояние. В первом мутантном поколении (M_1) выявляют только очень редкие доминантные мутации.

Значение генных мутаций

Процесс возникновения генных мутаций является одним из источников новых состояний генов любого вида, представляющих микрореволюционный материал. Хромосомные и геномные мутации только перестраивают генотипы на базе имеющихся генов.

По данным современной науки, в природе возникают большие и малые мутации. Последние встречаются в несколько раз чаще, чем первые. В ходе естественного отбора возникают и накапливаются адаптивно значимые сочетания мутаций. Аллели генов, в том числе и множественные, происходят мутационным путем.

В деле выведения новых пород животных и сортов растений часто используют случайные редкие полезные для практики мутации. Например, коротконогий мутант овцы дал начало известной анконской породе. Обнаруженная И. В. Мичуриным крупноплодная мутация у яблони сорта Антоновка явилась родоначальником нового сорта Антоновка шестисотграммовая. Мутации опейк и флаури у кукурузы широко используют при создании сортов с повышенным содержанием лизина.

Для селекции имеет значение искусственное индуцирование мутаций. Метод индуцирования мутаций используют для создания сортов, улучшенных по некоторым отдельным признакам, например при селекции пшеницы на короткостебельность и неполегаемость или на устойчивость к болезням.

Мутанты часто обладают наряду с положительными и отрицательными признаками, поэтому их обычно используют в качестве исходного материала при получении новых удачных рекомбинаций.

Большое народнохозяйственное значение имеют сорта мутантного происхождения: подсолнечника Первенец с высоким содержанием олеиновой кислоты в масле, овса Зеленый, яровой пшеницы Новосибирская 67, а также озимой пшеницы Краснодарский карлик 1, с участием которого получены полукарликовые сорта пшеницы Полукарликовая 49, Одесская полукарликовая, Питикул и др.

Плазмонные мутации

Плазмонными, внеядерными, называют мутации, заключающиеся в изменении генетических элементов цитоплазмы. Эти мутации сравнительно слабо изучены. При изучении одноклеточной зеленой водорос-

ли хламидомонады был получен ряд плазмонных мутаций с помощью стрептомицина. Этот антибиотик является специфическим внеядерным мутагеном, потому что, сравнительно легко проникая в цитопласты, почти совсем не проходит через ядерные оболочки.

Генетические элементы цитоплазмы, обуславливающие цитоплазматическую мужскую стерильность, являются спонтанными плазмонными мутациями. Их широко используют в семеноводстве гибридов. Плазмонные (пластидные) мутации пестролистности используются в декоративном садоводстве.

Кроме мутаций, плазмону присущи перекомбинации плазмагенов, которые, по предложению Марквардта, обозначают "плазмонными альтерациями". Для них характерно: 1) количественное изменение плазмонных генетических структур, которое может сопровождаться их полной потерей; 2) направленные изменения плазмона под влиянием определенных факторов среды (температуры, питания, антибиотиков и др.), затрагивающие микроскопические структуры, содержащие разные типы плазмонных единиц, что также ведет к их утере (например, плазмид).

Индукция рекомбинаций с помощью вирусов

В 1963 г. О. Тейлор обнаружил бактериальный вирус, который вошел в научную литературу как фаг Тейлора. В отличие от других умеренных по своей агрессивности в отношении клетки-хозяина вирусов фаг Тейлора может встраиваться во многие участки хромосомы бактерии, вызывая тем самым множество мутаций. Из-за этого свойства Тейлор называл открытый им *фаг Mi* (*mutator*). В дальнейшем было показано, что *фаг Mi* представляет собой транспозон, который может существовать в виде инфекционного вируса. В вирусной частице *Mi* ДНК вируса расположена между двумя короткими участками молекулы ДНК бактерии, которые вирус позаимствовал у бактериальной хромосомы. Когда вирус *Mi* заражает новую бактериальную клетку, он перемещается на участок хромосомы нового хозяина, где освобождается от бактериальной ДНК, вызывая рекомбинации (слияние разных молекул ДНК, перенос фрагментов бактериальных хромосом, делеции и инверсии участков хромосом). Показано, что вирус *Mi*, подобно транспозонам, осуществляет специфические перестройки ДНК чаще, чем переносит генетический материал.

У растений аналогичный эффект вызывает вирус штриховатой мозаики ячменя, поражающий и пшеницу (Бурдун А. М., Панарин И. В., Забавина Е. С., 1982). Индукция рекомбинаций у пшеницы с помощью этого вируса происходит, вероятно, за счет повышения активности транспозонов. Вирус индуцирует "геномный взрыв", нарушая стабильность генома информационным ударом (активным внедрением в клетку чужеродного генетического материала).

В результате внутригеномных перестроек, индуцированных вирусами и транспозонами, значительно возрастают вероятность появления неожиданных комбинаций мутаций, накопленных в процессе эволюции генетического материала, и темпы эволюции.

Способность вирусов поражать различные объекты (вирус штриховатой мозаики ячменя поражает пшеницу, кукурузу, горох и еще более 80 видов растений), захватывать отдельные участки ДНК хозяина (например, вирус *Mi*) и переносить их другому организму открывает новые перспективы в развитии учения об эволюции живой природы. Генетика сегодня может объяснить революционные скачки в эволюции отдельных адаптивных функций живых существ за счет переноса генетической информации в биосфере между разными видами, классами и царствами неполовым путем (Кордюм В. А., 1982).

Обмен информацией возможен за счет трансдукции, трансформации, обратной транскрипции (синтез ДНК на РНК), симбиоза ДНК хозяина и паразита, неполового обмена хромосомами (соматическая, парасексуальная гибридизация), информационного удара, трансгенеза, инициаторов рекомбинации, обмена плазмидами и эписомами, транспозонов, вирусов.

Трансдукция — это явление переноса генетического материала из одной особи в другую умеренными фагами (вирусами, разрушающими клетки бактерий). Родственным трансдукции можно считать трансгенезис, который осуществляется за счет вирусов, совершенно не поражающих реципиента (особь, которой переносится генетический материал).

Г Л А В А 11. ИНБРЕДНОЕ ВЫРОЖДЕНИЕ И ГЕТЕРОЗИС

Способы полового размножения

Генетики различают два способа полового размножения (разведения) организмов: аутбридинг и инбридинг. Аутбридинг (неродственное разведение) осуществляется путем скрещивания организмов, не состоящих в близком родстве, имеющих неродственное происхождение. Инбридинг (инцухт, близкородственное разведение) осуществляется путем скрещивания организмов, состоящих в близком родстве.

Резкой границы между аут- и инбридингом провести невозможно, так как наблюдаются различные степени выраженности обоих способов размножения. У гермафродитных организмов возможна крайняя степень инбридинга — самооплодотворение. У самоопыляющихся растений происходит естественное самооплодотворение, у перекрестноопыляющихся оно достигается путем принудительного самоопыления, обозначаемого термином "инцухт". У раздельнополых организмов,

в том числе у двудомных растений, наиболее сильно выраженная степень инбридинга заключается в скрещивании сибсов (то есть братьев с сестрами).

Непременным генетическим следствием инбридинга является уменьшение гетерозиготности, аутбридинг ведет к ее увеличению.

Как мы уже знаем, моногетерозигота (Aa) расщепляется при самоопылении на три генотипических класса ($AA + 2Aa + aa$), и доля гетерозигот уменьшается при этом от 1 до $\frac{1}{2}$. В каждом следующем поколении при самоопылении доля гетерозигот уменьшается в два раза. В поколении n от самоопыления доля гетерозигот в бесконечно большой популяции составит $(\frac{1}{2})^n$. В реальных популяциях в шестом

поколении от самоопыления наступает практически полная гомозиготность. Потомство полигетерозиготы переходит в гомозиготное состояние при самоопылении медленнее в седьмом-восьмом поколениях. При скрещивании сибсов процесс гомозиготизации замедляется по сравнению с самооплодотворением почти в два раза.

Таким образом, степень гомозиготности популяции может служить мерой интенсивности инбридинга и называется коэффициентом инбридинга. Применительно к самоопылению коэффициент инбридинга вычисляется по упрощенной формуле, предложенной С. Райтом:

$$F = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n + \left(\frac{1}{2}\right)^n F_A,$$

где F — коэффициент инбридинга; n — число поколений самоопыления; F_A — коэффициент инбридинга исходного растения.

Если последнее не подвергалось самоопылению, то

$$F_A = 0, \text{ а } F = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^n$$

Большинство видов растений является перекрестноопыляющимися, то есть размножается естественно путем аутбридинга. Естественные и сортовые популяции перекрестноопыляющихся организмов состоят из генотипически разных гетерозиготных особей: Эти популяции сравнительно выравнены по признакам, имеющим важное приспособительное значение или хозяйственную ценность. По остальным признакам, в том числе и морфологическим они могут быть и бывают невыравненными. Гетерозиготность, гетерогенность и относительная выравненность по фенотипу популяций перекрестноопыляющихся организмов поддерживаются путем постоянного аутбридинга. Принудительный искусственный инбридинг перекрестноопыляющихся организмов приводит к двум важным последствиям: разложению популяции на фенотипически разные инбредные линии и к депрессии (инбредному вырождению).

Разложение популяции при инцухте на линии

Потомство одного растения от любого, в том числе неконтролируемого опыления, называют семьей. Генотипически выравненное потомство от принудительного самоопыления (инцухта) перекрестноопыляющегося растения принято называть инцухт-линией. Первое поколение от инцухта обозначают символом I_1 , второе — I_2 и так далее. Уже однократный инцухт приводит к возникновению отличающихся друг от друга растений, самоопыленное потомство которых называют инцухт-линиями. Разложение популяции на отдельные различающиеся между собой линии объясняется выщеплением гомозигот по отдельным генам. Для повторного принудительного самоопыления в практических целях отбирают лучшие растения, отличающиеся комплексом признаков, наиболее полно соответствующих задачам селекции. При продолжении инцухтирования из поколения в поколение возникают все более генотипически однородные, но четко отличающиеся друг от друга линии. Примерно в пятом поколении инцухта возникают практически однородные или гомогенные линии, что объясняется достижением высокой степени гомозиготности растений.

Потомство одного гомозиготного по всем локусам самооплодворяющегося растения называют изогенной, или чистой, линией. Понятие "чистая линия" введено в генетику Иогансеном применительно к самоопылителям (1903 г.).

Инбредное вырождение

Принудительный инбридинг (инцухт) перекрестноопыляющихся организмов сопровождается снижением показателей количественных признаков (высоты, веса, продуктивности и так далее) у линий и выщеплением в них погибающих, стерильных и уродливых экземпляров. Этот процесс называется инбредным вырождением, или инбредной депрессией (инцухт-депрессией).

Уже в линиях первого инбредного поколения снижаются показатели количественных признаков и могут появиться погибающие или стерильные экземпляры. В последующих поколениях показатели количественных признаков снижаются все больше и больше и продолжается выщепление нежизнеспособных и стерильных экземпляров. Этот процесс усиления инбредной депрессии продолжается до наступления инбредного минимума. При принудительном самоопылении перекрестноопыляющихся растений инбредный минимум достигается примерно в пятом инцухт-поколении, то есть совпадает с наступлением относительно полной гомозиготности.

Причины инбредного вырождения и достижения инбредного минимума заключаются в следующем. Генофонд популяции перекрестно-

оплодотворяющихся организмов отличается наличием в нем рецессивных летальных, полуметальных состояний генов и генов стерильности. Эти мутации существуют в гетерозиготном состоянии. В популяциях самоопыляющихся организмов такие гены благодаря инбридингу переходят в гомозиготное состояние, проявляются фенотипически и исчезают в результате гибели или низкой плодовитости соответствующих особей. В популяциях перекрестнооплодотворяющихся организмов вредные рецессивные аллели генов благодаря аутбридингу прикрываются доминантными аллелями и сохраняются. Частота встречаемости каждого из таких генов бывает низкой, но каждая особь обладает большим числом вредных рецессивных аллелей отдельных генов, поэтому общая частота встречаемости всех вредных генов бывает в популяции значительной. Благодаря принудительному инбридингу вредные рецессивные гены, входящие в генофонд популяции перекрестнооплодотворяющихся организмов, переходят в гомозиготное состояние, проявляются фенотипически и обуславливают инбредное вырождение.

При осуществлении многократного принудительного инбридинга из поколения в поколение в гомозиготное состояние переходят все новые вредные мутации, благодаря чему депрессия усиливается. При наступлении практически полной гомозиготности все вредные гены проявляются и достигается инбредный минимум.

Гетерозис

Гетерозис — это явление преобладания первого поколения гибридов по степени выраженности определенных признаков и свойств над каждой из родительских форм. Гетерозис наблюдается при межвидовых скрещиваниях, при скрещивании разных гетерогенных популяций одного вида. У кукурузы особенно сильное проявление гетерозиса наблюдается при скрещивании разных чистых или инцухт-линий. При этом продуктивность гибридов иногда увеличивается на 20–50 % по сравнению с лучшей родительской формой.

Гетерозис с наибольшей полнотой проявляется только в первом поколении гибридов, во втором заметен сравнительно слабо, а в третьем — практически полностью затухает.

Различают истинный гетерозис как явление превосходства первого поколения гибрида над лучшей родительской формой; гипотетический гетерозис, когда эффект определяют по средней продуктивности обоих родителей, а также репродуктивный, соматический, приспособительный — по типу проявления. Иногда говорят о конкурсном гетерозисе, когда гибрид превосходит не только лучшего родителя, но и лучшие сорта и гибриды, принятые для возделывания в сельском хозяйстве в конкретной зоне.

Истинный гетерозис определяют по формуле:

$$\Gamma_{\text{ист}} (\%) = \frac{F_1 - P_{\text{луч}}}{P_{\text{луч}}} \cdot 100,$$

где $\Gamma_{\text{ист}} (\%)$ – коэффициент гетерозиса в процентах; F_1 – среднее состояние признака (например, урожайности) первого поколения гибрида; $P_{\text{луч}}$ – среднее состояние признака лучшей родительской формы.

Гипотетический гетерозис определяют по формуле:

$$\Gamma_{\text{гип}} (\%) = \frac{F_1 - M_p}{M_p} \cdot 100,$$

где M_p – среднее значение признака обеих родительских форм.

$$\text{Конкурсный гетерозис } \Gamma_{\text{кон}} (\%) = \frac{F_1 - C_t}{C_t} \cdot 100;$$

где C_t – среднее значение признака лучшего сорта или гибрида в конкретной экологической зоне.

Депрессию истинного гетерозиса в F_2 можно рассчитать по формуле:

$$\text{Депр. } (\%) = \frac{F_1 - F_2}{F_1} \cdot 100,$$

где F_2 – среднее значение признака второго поколения гибрида.

Репродуктивный гетерозис выражается в преобладании первого поколения гибридов по степени развития органов размножения растений, урожая плодов и семян над каждой из родительских форм. При соматическом гетерозисе это преобладание выражается в степени развития вегетативных частей.

Приспособительный, или адаптивный, гетерозис выражается в преобладании гибридов по выживаемости в конкретной зоне. При этом изменение адаптивности гибридов не всегда совпадает с развитием хозяйственно полезных состояний признаков и свойств.

Явление гетерозиса противоположно инбредному вырождению. Скрещивание любых инцухт-линий приводит к возникновению гибридов, у которых депрессия практически полностью снимается, что объясняется переходом большинства сублетальных генов в гетерозиготное состояние и, следовательно, прекращением их действия. Этот переход вредных генов в гетерозиготное состояние связан с низкой частотой встречаемости каждого из них, поэтому различные по происхождению линии практически всегда обладают разными вредными генами.

Причины гетерозиса и его теория

Высокая степень выраженности гетерозиса наблюдается только при скрещивании специально подобранных линий. Основными причинами высокого гетерозиса являются:

1. Переход рецессивных аллелей в гетерозиготное состояние. Многие рецессивные аллели в гомозиготном состоянии в какой-то, иногда очень слабой, степени снижают жизнеспособность организмов. Переход многих из них в гетерозиготное состояние обеспечивает значительный эффект повышения степени жизнеспособности.

2. Суммарный, аддитивный, эффект действия благоприятных доминантных аллелей, когда они совместно определяют сложные количественные признаки. Например, у гороха доминантный аллель одного гена вызывает удлинение междоузлий, а другого — увеличение их числа. Объединение доминантных аллелей обоих генов в одном генотипе проявляется фенотипически в увеличении высоты ($AaBb$ больше $AAbb$ и $aaBB$).

3. Комплементарное взаимодействие доминантных аллелей разных генов. Комплементарные аллели разных генов или оказывают более сильное влияние на развитие признака по сравнению с аддитивным эффектом, или вызывают образование нового состояния признака. Например, у одного сорта томата Ред Карент рост корней ускоряется при добавлении в питательную среду пиридоксина, а у сорта Иоганнесфайр — никотинамида. Корни гибрида этих сортов растут быстро во всех средах, в том числе и в той, в которой отсутствуют оба витамина, так как у гибрида восстанавливается их биосинтез благодаря комплементарному взаимодействию генов.

4. Взаимодействие доминантного и рецессивного аллелей в гетерозиготном состоянии. Гетерозиготное состояние многих генов обуславливает большую жизнеспособность, чем гомозиготное по доминантным аллелям. Соответствующее явление обозначается термином "сверхдоминирование".

Сверхдоминирование доказывается опытами по скрещиванию аналогов изогенных линий, гибриды которых часто проявляют гетерозис, называемый моногибридным.

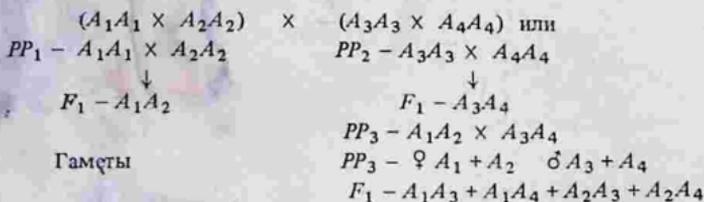
Теория гетерозиса еще окончательно не разработана. Наиболее известны две гипотезы. В основу гипотезы доминирования, или доминантности, положено представление о том, что аллели, положительно влияющие на жизнеспособность организмов, в ходе эволюции становятся доминантными в противоположность потерявшим адаптивную значимость аллелям, которые становятся рецессивными. По этой теории гетерозис обусловлен разными действиями доминантных аллелей. Эти действия заключаются в следующем: 1) подавление вредных рецессивных аллелей; 2) аддитивный эффект; 3) комплементарное взаимодействие.

В основу гипотезы сверхдоминирования положено явление преобладания гетерозиготы над гомозиготами по доминантному аллелю.

По современным представлениям обе гипотезы хорошо дополняют друг друга и в основу формирующейся теории гетерозиса кладется их синтез: гетерозис есть следствие возникновения удачной комбинации генов всех локусов. Для некоторых локусов наиболее удачным может быть гомозиготное состояние по доминантным аллелям, для других — гетерозиготное, а в целом для организма — сочетание множества таких состояний генов. Такой теории гетерозиса придерживаются сторонники гипотезы благоприятного генетического баланса.

Закрепление гетерозиса

Гетерозиготное состояние многих локусов является непременным условием проявления гетерозиса, но гетерозиготы расщепляются, и у организмов, размножающихся половым путем, гетерозис проявляется только в первом гибридном поколении. Поэтому при использовании гетерозиса в практических целях у организмов, размножаемых семенами, гибридные семена получают каждый раз заново путем скрещивания постоянно поддерживаемых изогенных линий или специально подобранных сортов. Размножить гибридные семена без снижения степени проявления гетерозиса теоретически и практически невозможно. Методом, позволяющим получать достаточное количество семян гетерозисных гибридов, является скрещивание двух специально подобранных гибридов. Хорошо налажено производство гибридных семян у кукурузы. Гибрид от скрещивания двух линий (А × В) называют простым межлинейным, гибрид от скрещивания двух простых гибридов (А × В и В × Г) называют двойным межлинейным, от скрещивания простого межлинейного гибрида (А × В) с третьей линией (В) получают тройной гибрид. Сравнительно высокий гетерозис лучших двойных межлинейных гибридов объясняется, видимо, тем, что многие гены имеют серию множественных аллелей. Если в основе двойного гибрида лежат линии разного происхождения, то они должны отличаться аллельным составом, и ступенчатые скрещивания, приводящие к его получению, можно записать с помощью генных формул, характеризующих один локус, так:



Анализ первого поколения двойного гибрида показывает, что оно должно состоять из четырех генотипических классов, сохраняющих гетерозиготность. Но не все локусы имеют серию аллелей, и разные сочетания аллелей могут быть неравноценными, поэтому двойные гибриды по уровню гетерозиса часто уступают лучшим простым гибридам.

Представление о гетерозисе как о следствии создания удачной комбинации генов хорошо объясняет факты более низкого гетерозиса у межсортовых гибридов перекрестноопыляющихся культур (кукуруза, подсолнечник) по сравнению с межлинейным, так как сорта представляют собой гетерогенные популяции, состоящие из генотипически разных растений. От скрещивания их возникает, по существу, бесчисленное множество разных гибридов, обладающих разным гетерозисом. Среднее выражение степени гетерозиса популяции всегда ниже степени гетерозиса одного хорошего гибрида, полученного при специальном подборе пары родительских форм.

Закрепить гетерозис в ряду поколений и таким путем сохранить соответствующую комбинацию генов можно только с помощью вегетативного размножения и апомиксиса. Сорта вегетативно размножаемых культур проявляют закрепленный гетерозис. Примером этому могут служить сорта яблони И. В. Мичурина — Бельфлер-китайка (клон одного из гетерозисных растений гибрида Бельфлер желтый × Китайка крупноплодная), Кальвиль анисовый (клон гетерозисного растения гибрида Анис × Кальвиль зимний), груши Бере зимняя Мичурина, винограда Конкорд русский.

Можно закрепить гетерозис путем перевода гибридов на тетраплоидный уровень, но из поколения в поколение он, хотя и менее интенсивно, снижается, так как падает гетерозиготность. У диплоидного гибрида гетерозиготность по каждому локусу уменьшается из поколения в поколение вдвое, у тетраплоидного — на $\frac{1}{16}$. Это подтверждают экспериментальные данные. Объяснить это можно неравноценностью разных гетерозигот, образуемых тетраплоидом, и нарушением мейоза, приводящим к возникновению ослабленных анеуплоидов. Надо также иметь в виду, что гетерозис есть следствие не одной гетерозиготности, а удачного сочетания состояний генов, которое при семенном размножении нарушается.

В естественной эволюции гетерозис может закрепляться путем возникновения структурных гибридов на основе реципрокных скрещиваний и транслокаций.

Дискретность гетерозиса

Гетерозис обычно проявляется неравномерно по разным количественным признакам гибридов: по одним он может проявиться сильнее, чем по другим, а по некоторым признакам — даже отсутствовать.

Дискретность в проявлении гетерозиса связана с дискретностью генетической информации, обуславливающей проявление каждого признака.

Гетерозис зависит не только от хромоти́па, но и от плазматипа. В опытах по реципрокным скрещиваниям было установлено, что у кукурузы урожайность межлинейных гибридов в прямых и обратных скрещиваниях может существенно отличаться.

Комбинационная способность

Использование гетерозиса в сельском хозяйстве дает большой экономический эффект. Процесс создания высокогетерозисных гибридов, по существу, сводится к отбору линий, скрещивание которых позволяет получить максимальный результат. Способность линий при скрещивании давать гибриды с определенным уровнем гетерозиса называют их комбинационной способностью. Условно подразделяют ее на общую и специфическую.

Общей комбинационной способностью (ОКС) линии или сорта называют их способность проявлять в первом поколении гибридов, полученных от скрещивания со многими другими линиями или сортами, определенного уровня гетерозиса. На практике одновременно дают сравнительную оценку ОКС большого числа линий (или сортов) путем их циклических скрещиваний с одной линией (или сортом), называемым тестером, которым является или гибрид, или гетерогенная популяция. Мерой общей комбинационной способности каждой линии является продуктивность гибрида этой линии и тестера.

Специфическая комбинационная способность (СКС) пары линий есть способность этих линий давать гибрид определенного уровня гетерозиса. СКС определяется путем перекрещивания всех изучаемых линий во всевозможных сочетаниях, то есть путем полиаллельных скрещиваний, и позволяет выявить специфические пары, гибриды которых дают высокий урожай.

ГЛАВА 12. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Классификация популяций и терминология

В настоящее время генетика популяций — это одна из наиболее стремительно развивающихся областей общей генетики. В самом широком смысле слова популяция — это совокупность особей одного биологического вида, характеризующаяся общностью местообитания и определенным уровнем свободного скрещивания особей между собой (панмиксии). Популяции присущ генофонд — система ее генов, в которой каждый из них характеризуется частотой встречаемости.

Естественные популяции представлены самоопыляющимися, перекрестноопыляющимися, апомиктическими и вегетативно размножающимися растениями.

Следует заметить, что между панмиктическими популяциями перекрестноопыляющихся растений и популяциями строгих самоопылителей нельзя провести резкой границы, так как у последних тоже совершается перекрестное опыление, хотя и не сильно выраженное. Общие генетические исследования популяций ведут на примере панмиктических.

Для теоретических исследований используют понятие идеальной популяции — это бесконечно большая панмиктическая популяция с постоянной численностью особей и в которой отбор и мутационный процесс не осуществляются. Отдельные ее члены имеют многочисленное потомство. Существование такой популяции в природе маловероятно.

Популяции могут быть изогенные и гетерогенные. Изогенные состоят из генотипически одинаковых организмов, гетерогенные — из генотипически разных.

Генетическое равновесие панмиктической популяции

Важнейшей особенностью идеальной панмиктической популяции является ее относительная неизменяемость, связанная с отсутствием отбора, мутационного процесса и изменения численности при постоянной панмиксии. Эта неизменяемость популяции из поколения в поколение определяется как динамическое равновесие. Так, если в исходной панмиктической популяции число форм, гомозиготных по разным аллелям одного гена AA и aa , одинаково, то она произведет равное число мужских и женских гамет в соотношении $0,5A$ и $0,5a$.

В связи с тем что в панмиктической популяции носители данных аллелей свободно скрещиваются, а встреча гамет при оплодотворении является, как известно, случайным событием, то в очередном поколении в популяции гомозиготы по доминантным аллелям AA , гетерозиготы Aa и гомозиготы по рецессивным аллелям возникнут с вероятностью $(0,5A + 0,5a) \times (0,5A + 0,5a)$, или $(0,5A + 0,5a)^2$, что в виде разложенного бинома Ньютона будет равно $0,25AA + 0,50Aa + 0,25aa$. В следующем поколении при тех же условиях равновероятного образования гамет частота гамет с аллелем A будет равна $0,50$ ($0,25$ от гомозигот по доминантным аллелям + $0,25$ от гетерозигот). Частота гамет с рецессивным аллелем a тоже будет равна $0,50$ ($0,25$ от гомозигот aa + $0,25$ от гетерозигот Aa).

Относительная частота образования разных генотипов в популяции вновь будет $0,25AA + 0,50Aa + 0,25aa$. Отсюда следует, что в каждом поколении в панмиктической популяции относительная частота

гамет с доминантным и рецессивным аллелями гена сохраняется на одном уровне: $0,5A$ и $0,5a$.

Постоянство частот доминантного и рецессивного аллелей сохраняется и в случае их неравенства в исходной популяции. Так, частота рецессивного аллеля гена t в одной из популяций равна $0,80$, а доминантного аллеля $T - 0,20$. Соотношение генотипических классов в следующем поколении равно $(0,80t + 0,20T)^2 = 0,64tt + 0,32Tt + 0,04TT$. В следующем поколении гаметы с аллелем t будут образовываться с частотой $0,80$ ($0,64$ от $tt + 0,16$ от Tt), а гаметы с аллелем T с частотой $0,20$ ($0,04$ от $TT + 0,16$ от гетерозигот Tt). В очередном поколении частота генотипов будет воспроизведена и популяция сохранит равновесие по данному гену.

Динамическое равновесие панмиктической популяции теоретически описывается законом Харди - Вайнберга, по которому частота встречаемости любого аллеля в идеальной популяции есть величина постоянная. Этот закон можно представить в виде формулы: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. В этой формуле относительная частота доминантного аллеля A обозначена через p , а частота рецессивного аллеля $a -$ через q и $p + q = 1$

При панмиксии в следующем поколении в популяции возникнет p^2 особей генотипа AA , $2pq$ особей генотипа Aa и q^2 особей генотипа aa . В итоге получаем формулу:

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa, \text{ или} \\ p^2 + 2pq + q^2 = 1.$$

Пользуясь этой формулой, можно в больших реальных панмиктических популяциях по частоте встречаемости гомозигот по рецессивному аллелю определить их генетическую структуру.

Например, известно, что в популяции кукурузы встречается $0,04\%$ желтых проростков. Этот признак обусловлен рецессивным аллелем. Частота встречаемости этого аллеля составит $q = \sqrt{0,0004} = 0,02$, или 2% , а доминантного аллеля $p = 1 - 0,02 = 0,98$, или 98% . Гомозиготы по доминантным аллелям составят $p^2 = 0,98^2 = 0,9606$ части, или $96,06\%$, а гетерозиготы $2pq = 2 \cdot 0,98 \cdot 0,02 = 0,0392$ части, или $3,92\%$.

Рассмотренный закон является законом равновесия частот аллелей генов в панмиктических популяциях. Если какая-либо причина, например отбор, выведет популяцию из равновесия, то в следующем поколении оно в ней снова установится на основе свободного скрещивания, которое в данном случае называется стабилизирующим.

Приведенный пример расчета частоты аллелей и соответствующих генотипов пригоден для одной пары аллелей, но не для многих членов серии множественных аллелей, для аутосомных генов, но не для генов, сцепленных с полом. Главным условием является равенство суммы частот аллелей гена единице.

В реальных популяциях факторы, нарушающие равновесие, действуют постоянно. Они изменяют генофонд популяции.

В этой связи формула Харди-Вайнберга пригодна лишь для относительно простых случаев и применима при следующих условиях: 1) если опыление и сочетание гамет совершаются случайно, без избирательности; 2) если мутации отсутствуют или настолько редки, что ими можно пренебречь; 3) если популяция бесконечно велика и случайности выборки не имеет существенного значения; 4) если гомозиготные и гетерозиготные особи одинаково жизнеспособны и плодовиты; 5) если нет действия отбора.

Факторы генетической динамики панмиктической популяции

Изменение соотношения генотипов составляет сущность динамики генетической структуры популяции. Факторами, вызывающими изменение генофонда популяции, являются: мутационный процесс, отбор, дрейф генов, изоляция, миграция.

Мутационный процесс. По любой паре аллелей мутации идут в прямом и обратном направлении, то есть доминантный аллель может стать рецессивным и наоборот — рецессивный может измениться в доминантный. Если частота прямого мутирования превышает частоту обратного, то возникает мутационное давление, оказывающее наибольшее влияние на генетику популяции в отношении высокомутабельных генов. Мутационный процесс в популяции связан с действием отбора.

Всякая вновь возникшая мутация нарушает целостность генетической системы, сложившейся в процессе исторического развития. Поэтому вначале она оказывается вредной и лишь в отдельных случаях может иметь положительное селективное значение.

Доминантные мутации подвергаются контролю со стороны отбора в гетерозиготе. Рecessивная мутация в зависимости от численности популяции может определенное время не испытывать давления отбора. В большой популяции потребуются более длительный срок на размножение мутации и распространение ее в популяции.

Отбор. Под влиянием отбора изменяется в популяции частота аллелей. Вероятность того, что организм выживет и даст потомство, зависит от степени его приспособленности к среде. В реальной популяции селективная ценность генотипов не одинакова.

Если определенные генотипы обуславливают равную выживаемость и плодовитость особей, то коэффициент отбора в этом случае равен 0 ($S = 1 - 1 = 0$). Если же один из генотипов вызывает обязательную гибель или полную стерильность, то коэффициент отбора окажется равным 1 ($S = 1 - 0 = 1$). Очевидно, что особи, несущие соответствующие аллели в гомозиготном состоянии (если они рецессивны), будут

выбраковываться отбором, а частота появления этого аллеля в популяции сократится.

Дрейф генов (генетико-автоматические процессы). Сущность дрейфа генов состоит в нарушении концентраций аллелей в ряде поколений при отсутствии мутаций, отбора и миграций, которые происходят в ограниченных популяциях независимо от их размера. Если же численность популяции резко сокращается, то дрейф генов усиливается. При значительном ограничении численности популяции, например при изоляции части популяции или при гибели основной массы особей, увеличивается вероятность слияния гамет с одинаковыми аллелями, частота гомозиготных форм возрастает и отбор эффективнее устраняет вредные и накапливает полезные аллели. Дальнейшая эволюция популяции пойдет на основе этого случайно измененного генофонда.

Изоляция. Изоляцией в генетике популяций называется любое нарушение панмиксии. Выделяют три основные формы изоляции: **географическая** — разделение групп организмов географической преградой (море, река, горы, пустыня); **биологическая** — возникновение генетической или физиологической преграды между группами организмов, например полиплоидия или хромосомные мутации; физиологическая отражает избирательность особей при размножении, когда вновь возникшие уклонения оказываются друг с другом более плодовитыми, чем с исходной формой, или же более плодовитыми при размножении внутри себя, при этом на одном и том же месте обитания возникает несколько физиологически изолированных друг от друга групп особей; **экологическая изоляция**, когда разные группы организмов, обитающие в одном географическом районе, занимают разные места или имеют разные периоды размножения, чему может способствовать и приспособление вида к специфическим условиям мест обитания.

Обсоединение группы организмов из популяции повышает вероятность скрещивания генетически однородных особей, что усиливает степень инбридинга. Таким образом, изоляция является причиной дифференциации популяции.

Миграция — это включение в популяцию организмов других популяций, благодаря чему меняется частота встречаемости некоторых аллелей генов или даже появляются их новые состояния. Новая объединенная за счет миграций популяция вбирает в себя ранее существовавшие локальные сгущения аллелей и различия между ними.

Особенности популяций самоопыляющихся растений

В популяциях самоопыляющихся растений свободный обмен генами почти исключен, поэтому основными факторами динамики являются мутационное давление и отбор. У облигатных самоопылителей популяция представляет собой смесь чистых линий. Отбор приводит

к изменению доли отдельных линий или к полной элиминации некоторых из них.

Вследствие мутационного процесса в популяциях возникают мутации в гетерозиготном состоянии. Благодаря самоопылению происходит гомозиготизация рецессивных мутаций. При этом все вредные мутации (летали, полуметали) проявляются фенотипически и устраняются отбором. Популяции самоопыляющихся растений не отягощены генотипами с неблагоприятным сочетанием аллелей разных генов.

В связи с этим в популяциях самоопылителей проявление вредных признаков обнаруживается только у гибридов (гибридные некрозы, карликовость, хлороз). Эта депрессия гибридов, например у пшеницы, объясняется взаимодействием аллелей комплементарных генов.

Чистолинейные сорта самоопыляющихся растений отличаются от носительной устойчивостью на определенном отрезке филогенеза.

Самоопыление способствует закреплению в поколениях форм, выделенных вследствие искусственного или естественного отбора, поэтому для такой популяции характерна высокая эффективность отбора. Одной из самых больших выгод, которую самоопыление дает популяциям, является независимость от внешних условий, от опыления, оплодотворения, размножения.

Отрицательной особенностью популяций самоопылителей является низкая частота рекомбинаций и практическое отсутствие гетерозиса, которое определяется относительно быстрой в эволюционном плане оценкой значимости положительных мутаций в сравнении с перекрестниками.

В природе и в культуре сравнительно широко распространено факультативное самоопыление, и соответствующие популяции обладают всеми указанными выше положительными чертами и почти лишены недостатков. Так, у пшеницы частота перекрестного опыления в отдельные годы и в зависимости от поражения вирусами превышает 50% независимо от сорта. Сорта же типа Мироновская 808 отличаются повышенной частотой перекрестного опыления.

Особенности популяции перекрестноопыляющихся растений

В популяциях перекрестноопыляющихся растений на основе панмиксиса осуществляется широкий обмен аллелями генов. Благодаря перекрестному оплодотворению рецессивные мутации поддерживаются в гетерозиготном состоянии и накапливаются в популяциях до значительных величин.

Положительными чертами популяций перекрестноопыляющихся растений являются проявление гетерозиса, расширение изменчивости за счет рекомбинаций, увеличение пластичности благодаря накоплению рецессивных аллелей генов. У этих популяций имеются и отри-

цательные особенности: непостоянство, недолговечность гетерозиса, проявление инбредной депрессии, сравнительно малая эффективность отбора.

Популяции растений, размножаемых вегетативно и путем апомиксиса, имеют преимущества самоопыляющихся растений и, кроме того, обычно обладают закрепленным гетерозисом.

ГЛАВА 13. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ

Генетика — сравнительно молодая наука, возникшая на рубеже настоящего и прошлого веков. Основными предпосылками ее возникновения были бурное развитие селекции и создание Ч. Дарвином научной теории исторического развития органического мира (1859).

Основателем научной генетики считается Грегор Мендель, сделавший в 1865 г. сообщение об опытах с растительными гибридами и раскрывший основные законы наследования детьми признаков родителей. В описанных им в математической форме законах наследования признаков и свойств были заложены основные принципы генетики. К сожалению, наука того времени была еще не готова к восприятию открытий Менделя, и его труд был предан забвению более чем на три десятилетия.

1900 г. является датой официального рождения генетики. В это время три ботаника: Г. Де-Фриз (Голландия), К. Корренс (Германия) и Э. Чермак (Австрия) — одновременно и независимо друг от друга — переоткрыли законы Менделя и способствовали широкому их распространению. У. Бэтсон (автор термина "генетика") и другие ученые открыли неаллельное взаимодействие генов.

В 1901–1903 гг. Г. Де-Фриз сформулировал теорию мутаций, в 1903 г. датский ученый В. Иогансен опубликовал работу о наследовании в популяциях и чистых линиях, он ввел в генетику понятия "ген", "генотип", "фенотип" и др. В 1906 г. С. Г. Навашин заложил основы учения о кариотипе. В 1907 г. У. Сэттон и Э. Вильсон установили связь между наследованием менделевских факторов (генов) и характером распределения хромосом в мейозе и их сочетания при оплодотворении, заложив тем самым предпосылки к созданию хромосомной теории наследственности, которая была окончательно сформулирована в начале двадцатых годов, в основном благодаря работам американского генетика Т. Моргана.

В 1920 г. Н. И. Вавилов открыл закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, отражающий общность наследуемых изменений у разных видов. В 1925 г. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов впервые в мире получили мутации под действием лучей радия, в 1927 г. Дж. Меллер открыл, что рентгеновские лучи обладают тем же эффектом. Возникла радиационная генетика.

Современное учение о генетике популяций было основано в 1926–1929 гг. в трудах С. С. Четверикова. Большую роль в развитии этого

направления сыграли работы Харди и Вайнберга (1908), Н. П. Дубинина (1930), Т. Добржанского, С. Райта и др. В тридцатых годах XX века В. В. Сахаров и М. Е. Лобашов открыли возможность получения мутаций под влиянием некоторых химических соединений. В 1940—1943 гг. И. А. Рапопорт в Москве и Ш. Ауэрбах в Эдинбурге обнаружили мутагенную активность алкилирующих химических соединений. Были открыты супермутагены и создана теория химического мутагенеза. В 1928 г. М. И. Хаджинов и М. М. Родс открыли цитоплазматическую мужскую стерильность у кукурузы, что позволило широко использовать в производстве явление гетерозиса, открытого в 1908—1909 гг. Е. Истом и Д. Джонсом в США.

В начале тридцатых годов А. С. Серебровский и Н. П. Дубинин методами классической генетики показали делимость гена и обосновали теорию его сложного строения. Тем самым они переброшили мост между классической и молекулярной генетикой. Толчком к развитию молекулярной генетики явилось доказательство в 1944 г. О. Эвери (США) того, что носителем наследственной информации является ДНК, а не белки. В 1953 г. Д. Уотсон и Ф. Крик на основе экспериментов М. Уилкинса и Р. Франклин, выполнивших рентгеноструктурный анализ многочисленных молекул ДНК, создали модель строения молекулы ДНК, основанную на принципе комплементарности азотистых оснований.

В 1957 г. А. Корнберг (США) искусственно создал вирусную частицу, а в 1958 — осуществил искусственный синтез ДНК. До этого в 1954 г. физик-теоретик Г. Гамов изложил идею триплетного генетического кода, который в период с 1961 по 1962 г. был расшифрован М. Ниренбергом, Г. Маттеи, С. Очоа, Ф. Криком для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул. В эти же годы Ф. Жакоб и Ж. Моно (Франция) создали теорию регуляции работы генов, подтвержденную в экспериментах с бактериями. В 1969 г. Д. Эквитс (США) выделил ген бета-галактозы кишечной палочки.

Несколько позже получает развитие так называемая генная инженерия. В 1972 г. П. Берг (США) объединил ДНК вируса с ДНК бактериофага. В 1974 г. Д. Морроу (США) вводит в хромосому кишечной палочки фрагмент хромосомы лягушки. Это были первые опыты по получению рекомбинантных молекул ДНК.

В последние годы успехи в области создания рекомбинантных ДНК у растений открывают реальную возможность генетического преобразования культурных растений.

Большую перспективу имеет клеточная инженерия, основу которой составляет соматическая, или так называемая парасексуальная, гибридизация, открывающая большие перспективы на пути создания гибридов между нескрещивающимися организмами, в том числе представителями разных родов, триб, семейств. В будущем такие гибриды могут использоваться в качестве исходного материала при интрогрессии генов от представителей отдаленных систематических единиц.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аллель — одно из состояний гена.

Аллелизм множественный — наличие в генофонде вида трех и более аллелей одного гена.

Аллодиплоид (амфигаплоид) — организм, у которого в наборе хромосом одна пара или несколько хромосом заменены на хромосомы другого вида.

Аллоплоидия (амфиплоидия) — изменение в организме числа хромосом на основе объединения и умножения двух или нескольких геномов разных видов.

Амфимиксис (зугамия) — тип полового процесса, при котором зародыш образуется в результате слияния половых клеток с кариогамией.

Апогаметия (апогамия) — тип апомиксиса, при котором зародыш образуется из синергид или антипод зародышевого мешка.

Апомиксис — размножение растений с помощью половых органов цветков путем образования семян без слияния ядер половых клеток.

Аутосомы — обычные неполовые хромосомы индивидуума.

Ахроматиновое веретено — система опорных и тянущих хромосомы нуклеопротенидных неокрашивающихся нитей клетки, возникающих во время ее деления.

Вектор — подсобная генетическая система, обеспечивающая функционирование и перенос нужного гена в геном или плазмон реципиента.

Вид биологический — генетически обособленная система морфологически сходных особей, родственных по происхождению и комплексу признаков и свойств. Особи вида легко скрещиваются между собой с образованием потомства.

Вырожденность генетического кода — возможность включения в белковую молекулу одной аминокислоты несколькими триплетами.

Гаметофит (гаплофаза) — половое поколение у цветковых растений, несущее половинное (гаплоидное) число хромосом.

Ген (генетический локус, цистрон) — функциональная единица наследственной информации. Характеризуется определенной последовательностью расположения триплетов.

Ген акцепторный (ген-оператор) — ген, управляющий работой оперона, способный вступать в соединение с регуляторами.

Ген гипостатичный — ген, проявление аллелей которого подавляется действием одного из аллелей другого гена.

Ген эпистатичный — ген, один из аллелей которого подавляет проявление аллелей другого гена.

Генетический сдвиг — изменение частоты встречаемости аллелей генов в генофонде популяции под действием естественного или искусственного отбора.

Генная инженерия — целенаправленное включение генов в генотип для придания новых свойств исходным формам организмов.

Геном — основной гаплоидный набор хромосом.

Генотип — совокупность ядерных генов одной особи, представляющая собой основу ее наследственной информации.

Генетический дрейф — изменение частоты встречаемости аллеля гена в популяции в связи со случайным изменением ее численности.

Генотипическая изменчивость — изменения признаков и свойств организма, вызванные изменениями наследственной информации (генотипа).

Генофонд — наследственная информация популяции, в которой каждый ген характеризуется определенной частотой встречаемости.

Гены полимерные (полигены) — гены, действующие аддитивно, суммарно (кумулятивно) на один и тот же признак.

Гены структурные — гены, несущие информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле и определяющие таким образом структуру белков.

Гетерозигота (гетерозиготный организм) — особь, у которой один или несколько генов представлены разными аллелями соответствующих им пар аллелей.

Гетерозис — явление преобладания степени выраженности показателей количественных признаков первого поколения гибрида над степенью выраженности признаков каждого из родителей.

Гибридизация парасексуальная (соматическая) — слияние в одну клетку двух и более соматических клеток животных или протопластов соматических клеток растений.

Гибридологический анализ — основной метод генетического анализа, основанный на скрещиваниях и количественном учете выщепляющихся форм в потомстве.

Делеция — нехватка внутренней части хромосомы.

Дефишенси — нехватка концевой части хромосомы.

Доминирование — тип аллельного взаимодействия генов, при котором один из аллелей подавляет проявление другого.

Дуплекс — автотетраплоид, у которого из четырех аллелей одного гена в доминантном состоянии представлены два.

Дупликация — тип хромосомных мутаций, при котором какой-либо участок хромосомы удваивается.

Идиотип — совокупность всех элементов наследственной информации организма, включающая генотип, плазмон и пластом (зеленых растений).

Инсерция — перемещение участков внутри одной хромосомы.

Интегументальная эмбриония — тип апомиксиса, при котором зародыши развиваются из клеток покровов семязпочки, т. е. из диплоидных соматических клеток.

Интрогрессия — проникновение генетического материала одного вида в геном другого при межвидовой гибридизации.

Инухт — принудительное самоопыление у перекрестников.

Кариогамия — слияние ядер мужской и женской гамет в ядро зиготы, следующее после сингамии.

Кариоплазма — вещество ядра клетки, состоящее из однородного слабо окрашивающегося ядерного сока (кариолимфы) и сильно окрашивающегося хроматина.

Кариотип — совокупность хромосом соматической клетки, присущая одному виду растений или животных.

Квадриплекс — автотетраплоидная особь, у которой все четыре аллеля гена являются доминантными.

Клетка — элементарная, структурная и функциональная единица живых организмов, способная к самовоспроизведению.

Код генетический — порядок расположения нуклеотидов в молекуле ДНК, определяющий последовательность аминокислот в молекуле белка.

Комплементарность — тип неаллельного взаимодействия генов, при котором одно из состояний признака проявляется только при наличии в генотипе ответственных за него аллелей генов, контролирующих этот признак.

Кроссинговер (перекрест) — обмен гомологичными участками несестринских хроматид конъюгирующих в профазе первого деления мейоза хромосом.

Митотический цикл — строгая последовательность процессов развития клетки, в результате которых из одной клетки образуется две новые.

Митохондрии — палочковидные, нитевидные или гранулярные образования, состоящие из белков, липидов, РНК и ДНК и представляющие энергетические центры клетки.

Модификационная изменчивость (паратипическая) — изменение признаков и свойств организма, вызванные изменениями условий среды.

Морганида (кроссоверная единица) – единица расстояния между двумя генами в одной группе сцепления, характеризующаяся частотой кроссинговера в 1 %.

М-РНК (и-РНК) – синтезируемая на участке ДНК информационная рибонуклеиновая кислота, являющаяся матрицей при синтезе белка.

Мутация – изменение наследственной информации (структуры гена) под действием факторов среды.

Наследование – процесс передачи и проявления признаков и свойств в поколениях организмов.

Наследственная информация – план построения и развития организма в онтогенезе, выраженный в определенной последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах.

Нуклеониды – ДНК-содержащие частицы бактериальных клеток, не заключенные в ядерную оболочку.

Норма реакции – генотипически обусловленные пределы изменений признаков и свойств организма в онтогенезе под воздействием изменяющихся условий среды.

Нуклеотид – органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Является элементарной структурной единицей наследственной информации.

Нуллиплекс – автотетраплоид, у которого все четыре аллеля одного гена рецессивны.

Нуцеллярная эмбриония – тип апомиксиса, при котором зародыши развиваются из клеток нуцеллуса, т. е. из диплоидных соматических клеток.

Онтогенетическая адаптация – приспособление организмов к изменяющимся условиям внешней среды в течение индивидуального развития.

Олигогены – гены, обуславливающие развитие простых менделирующих признаков и их состояний.

Оперон – единица транскрипции генетического кода ДНК, представляющая собой совокупность гена-оператора и структурных генов и обеспечивающая синтез какого-нибудь вещества организма.

Оплодотворение гетероспермное – оплодотворение яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка спермиями разных пыльцевых трубок.

Оплодотворение двойное – у покрытосеменных растений оплодотворение яйцеклетки (генеративное) и диплоидной центральной клетки зародышевого мешка (вегетативное).

Отбор – один из трех основных факторов эволюции, заключающийся в выживании в поколениях, более приспособленных в борьбе за жизнь организмов. **О. естественный** – выживание организмов, лучше приспособленных к среде обитания. **О. искусственный** – оставление на племя организмов, наиболее полно соответствующих требованиям производства.

Панмиксия – свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции.

Партеногенез – тип апомиксиса, при котором зародыш образуется без слияния ядер. **П. женский (гиногенез)** – зародыш формируется из женской гаметы. Может быть диплоидным и гаплоидным. **П. мужской (андрогенез)** – зародыш развивается из ядра мужской гаметы, попавшей в цитопласт женской с нежизнеспособным ядром.

Плазматип (плазмон) – система генетических элементов цитоплазмы.

Плазмида (эписома) – небольшая добавочная кольцеобразная молекула ДНК бактерий.

Пластиды – пигмент-содержащие белковые тела растительных клеток, способные синтезировать органические соединения в виде крахмала, жиров и белков.

Плейотропия – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором аллели одного гена могут оказывать влияние на развитие, кроме основного, и ряда других признаков.

Прокариоты – организмы (бактерии, синезеленые водоросли), у которых генетический материал представлен молекулами ДНК, включенными в цитоплазму в виде одного или нескольких нуклеоидов.

Промотор – один или группа триплетов, расположенных перед опероном и способных присоединять РНК-полимеразу, катализирующую синтез РНК на ДНК.

Протопласт – совокупность всех составных частей клетки без клеточной оболочки.

Про-РНК (РНК-предшественник) – РНК, несущая информацию генетически активных и неактивных участков ДНК и являющаяся предшественником матричной РНК.

Рекон (мутон, сайт) – пара комплементарных нуклеотидов двуничейной ДНК.

Репарация – самовосстановление первичной структуры ДНК после ее нарушения мутагенами и другими биологически активными факторами.

Репрессия гена – отсутствие в фенотипе состояния признака, которое контролируется конкретным аллелем гена под действием ограничивающих условий среды.

Рестриктаза – фермент, способный разрывать нить ДНК по месту положения определенного триплета.

Рецессивность – явление, при котором один из пары аллелей гена не проявляет своего действия.

Рибосомы – РНК- и белок-содержащие мелкие сферические частицы цитоплазмы, в которых осуществляется синтез белковых молекул.

Р-РНК (рибосомальная РНК) – крупные и сложные молекулы рибонуклеиновых кислот, входящие в сочетании с белками в структуру рибосом.

Симплекс – автотетраплоид, у которого из четырех аллелей одного гена в доминантном состоянии представлен один.

Сингамия – процесс слияния двух половых клеток.

Скрещивание – процесс воспроизведения потомства при половом размножении с участием двух родительских организмов. С. анализирующее, при котором конкретная особь гибрида скрещивается с гомозиготой по рецессивным аллелям изучаемых генов.

Скрещивание инконгруэнтное – межвидовые или межродовые скрещивания, при которых родительские формы характеризуются несоответствием кариотипа или плазматипа или того и другого одновременно.

Скрещивание реципрокное – система прямого и обратного скрещиваний ($A \times B$ и $B \times A$).

Стерильность мужская – явление при котором обоеполое растение развивается способные к оплодотворению и производству семян женские генеративные органы и функционально не дееспособные – мужские. С. цитоплазматическая – стерильность, обусловленная генами, расположенными в цитоплазме (плазматгенами) и наследуемая с цитоплазмой материнской формы.

Терминатор – один или несколько триплетов, прекращающих процесс "считывания" информации с ДНК.

Трансгенезис – перенос наследственной информации из одной клетки в другую у растений с последующим фенотипическим проявлением.

Трансдукция – явление переноса генетического материала из одной особи в другую с помощью вирусов (бактериофагов).

Транскрипция – перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на информационную РНК.

Транслокация – тип межхромосомных перестроек, при котором происходит перестановка участка одной хромосомы в другую, негомологичную.

Трансляция – перевод генетической информации с и-РНК в структуру белков.

Транспозоны (прыгающие генетические элементы, insertion sequences, или is-элементы) – элементы ДНК, которые могут покидать ее и встраиваться в том же или новом участке этой или других молекул ДНК.

Трансформация – процесс передачи признаков и свойств с помощью введения в клетку препаратов чужеродной (экзогенной) ДНК.

Триплекс – автотетраплоид, у которого в доминантном состоянии представлены три аллеля одного гена из четырех.

Триплет (кодон) – элементарная смысловая единица наследственной информации. Кодировывает одну аминокислоту. Состоит из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований.

Т-РНК – тип рибонуклеиновых кислот, принимающих участие в транспорте аминокислот к рибосомам, где осуществляется синтез белка. Каждой аминокислоте соответствует несколько типов молекул т-РНК.

Хромосомы – самовоспроизводящиеся окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоящие из ДНК и белков. **Х. гомеологичные** – частично гомологичные, у них одинаковая последовательность локусов нарушена внутри- и межхромосомными перестройками. **Х. гомологичные** – нормально конъюгирующие между собой хромосомы, у которых одинаковые локусы, представленные одинаковыми или разными аллелями, расположены в одной и той же линейной последовательности. **Х. постоянства числа** – закон, согласно которому каждый вид растений или животных характеризуется определенным и постоянным числом хромосом: гаплоидным (n) – одинарным – в половых клетках и диплоидным ($2n$) – двойным – в соматических клетках.

Хромотип – система ядерных генов организма.

Факторы отбора – условия среды, контролирующие выживаемость организмов.

Фенотип – совокупность признаков и свойств организма, реализованных в конкретных условиях среды.

Филогенез – процесс исторического развития организмов.

Фоны отбора – условия среды, к которым приспосабливаются организмы в ходе филогенеза.

Цитогенетика – наука, изучающая наследственность и изменчивость в связи с размножением клеток.

Цитология – наука о строении и функциях клетки.

Цитоплазма – основное содержимое клетки без ядра. Цитоплазма обособлена от окружающей среды клеточной оболочкой.

Экспрессия гена – проявление в фенотипе признака, который определяется конкретным геном.

Эпистаз – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором аллель одного гена подавляет проявление аллелей другого гена.

Эукариоты – организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы мембраной.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Цитологические и молекулярные основы генетики	7
Глава 1. Основные понятия генетики	7
Наследственность и изменчивость	7
Наследование	10
Популяция и генофонд	11
Отбор и филогенез	12
Глава 2. Цитологические основы генетики	13
Строение растительной клетки и функции ее отдельных структурных элементов	13
Митоз как цитологическая основа бесполого размножения	19
Мейоз как одна из цитологических основ полового размножения	23
Спорогенез и гаметогенез у покрытосемянных растений	26
Оплодотворение у покрытосемянных растений	30
Генетическая сущность полового процесса	33
Апомиксис	34
Прививки, химеры, прививочные гибриды	36
Глава 3. Молекулярные основы генетики	38
Субмикроскопическая структура хромосом	38
Синтез специфических белков под контролем ДНК	41
Регуляция действия генов и организация генетического материала	45
Реализация генотипа в онтогенезе	48
Понятие о генной инженерии	50
Прыгающие генетические элементы	52
Наследование при внутривидовой гибридизации и генетический анализ	55
Глава 4. Аллельное взаимодействие и наследование несцепленных генов	55
Понятие о гибридизации, генетической символике и генных формах	55
Аллелизм	55
Аллельное взаимодействие генов	57
Гаметическое расщепление	58
Моногибридное скрещивание при неполном доминировании	59
Моногибридное скрещивание при полном доминировании	61
Дигибридное скрещивание при неполном доминировании	63
Полигибридные скрещивания	67
Системы скрещиваний	69
Множественный аллелизм	71
Глава 5. Неаллельное взаимодействие генов	73
Комплементарность	73
Эпистаз	75
Полимерия и трансгрессия	76
Модифицирующее действие генов и плейотропия	79
Изогенные линии и аналоги	81
Глава 6. Наследование сцепленных генов	86
Сцепление генов	86
Наследование сцепленных генов при кроссинговере	87
Генетические карты хромосом	89
Хромосомное определение и наследование пола	92
Наследование признаков, сцепленных с полом	95

Глава 7. Наследование плазматенов	96
Хромотип и плазматип	96
Наследование белой пестролистности	97
Цитоплазматическая мужская стерильность	98
Длительные модификации.	101
Особенности гибридологического анализа	102
Возможности и методика проведения гибридологического анализа	103
Мутационный процесс, межвидовая гибридизация, генетика популяций	105
Глава 8. Геномные мутации	105
Классификация геномных мутаций	105
Автозуполиплоидия	106
Анеуплоидия	111
Глава 9. Межвидовая гибридизация	113
Понятие биологического вида	113
Нескрещиваемость биологических видов	114
Бесплодие межвидовых гибридов	116
Наследование при межвидовой гибридизации	119
Геномный анализ	121
Синтез и ресинтез видов	124
Аллоанеуплоидия	127
Глава 10. Хромосомные, генные и плазмонные мутации	129
Хромосомные мутации	129
Генные мутации	133
Индуктирование мутаций	134
Значение генных мутаций	136
Плазмонные мутации	136
Индукция рекомбинаций с помощью вирусов	137
Глава 11. Инбредное вырождение и гетерозис	138
Способы полового размножения	138
Разложение популяции при инцукте на линии	140
Инбредное вырождение	140
Гетерозис	141
Причины гетерозиса и его теория	143
Закрепление гетерозиса	144
Дискретность гетерозиса	145
Комбинационная способность	146
Глава 12. Генетика популяций	146
Классификация популяций и терминология	146
Генетическое равновесие панмиктической популяции	147
Факторы генетической динамики панмиктической популяции	149
Особенности популяций самоопыляющихся растений	150
Особенности популяций перекрестноопыляющихся растений	151
Глава 13. Основные этапы развития генетики	152
<i>Краткий словарь терминов</i>	<i>154</i>

35 коп.

