

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО И ВОДНОГО
ХОЗЯЙСТВА РЕСПУБЛИКА УЗБЕКИСТАН**

Г Е Н Е Т И К А
(ТЕКСТ ЛЕКЦИИ)

Ташкент – 2006 год

Изучение дисциплины «Генетика» позволит вам получить необходимые теоретические знания, а также практические навыки по селекции.

Предлагаемые лекции состоят из 18 тем и охватывают весь курс «Генетика» написаны в соответствии с типовой программой и предназначены для лучшего самостоятельного изучения предмета.

По отдельным темам предлагаются дополнительные разделы. Для более полного освоения предмета необходимо пользоваться литературой по соответствующим разделам.

Для направлений бакалавриата: В 620200 Агрохимия и почвоведения, В 620300 Агрономия, В 620400 Плодоводство, В 620500 Защита растений, В 620600 Шелководство, В 621600 Лесное дело, В 621300 Зоотехния.

Составители: кандидат биологических наук, доцент кафедры генетики, селекции и семеноводства растений ТашГАУ

М.Н. Аберкулов.

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент

К.К. Шермухамедов.

Рецензенты : **Р.Ш. Ибрагимов** – зав. лабораторией института селекции и семеноводства хлопчатника, доктор сельскохозяйственных наук.

М. Абзалов – зав. лабораторией института Генетики растений экспериментальной биологии АН Узбекистана, доктор биологических наук, профессор.

Текст лекций одобрен к изданию кафедрой Генетики, селекции и семеноводства, сельскохозяйственных растений протокол № 2 от 8 сентября 2006 года

Учебно – методической комиссией факультета селекции, семеноводства и защиты растений Протокол №. 1 от 29 августа 2006 г Учебно – методической комиссией Университета с протокол № 3 от 9 марта 2007 года.

Отделение издательство и редакции при ТашГАУ
Тошкент 2006 й.

ТЕМАТИКА ЛЕКЦИОННОГО КУРСА.

№	Тема лекций	Часы
1.	Предмет, методы и исторические развития генетической науки.	2
2.	Цитологические основы наследственности.	2
3.	Половые клетки и закономерности их развития. Двойное оплодотворение.	2
4.	Молекулярные основы наследственности.	2
5.	Биосинтез белка и его регуляция.	2
6.	Генная инженерия и биотехнология.	
7.	Внутривидовая гибридизация. Моногибридное скрещивания.	2
8.	Дигибридное и полигибридное скрещивания.	2
9.	Взаимодействия генов. Комплементарность и эпистаз.	2
10.	Полимерное и плейотропное действие генов.	2
11.	Генетика пола. Наследование признаков сцепленное полом.	2
12.	Сцепленное наследование признаков. Кроссинговер.	2
13.	Изменчивость и ее закономерность. Модификационная и мутационная изменчивость.	2
14.	Полиплоидия. Отдаленная гибридизация.	2
15.	Генетика количественных признаков.	2
16.	Генетические процессы в популяциях.	2
17.	Инбридинг, инбред депрессия и гетерозис.	2
18.	Генетические основы индивидуального развития.	2
В С Е Г О:		36

ЛИТЕРАТУРА

1. Брюбейкер Д.Л. Сельскохозяйственная генетика.-М., Колос, 1966.
2. Гершензон М.Н. Основы современной генетики. –К., Урожай, 1979.
3. Гуляев Г.В. Генетика.-М., Колос, 1984.
4. Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция.- М., Наука, 1967.
5. Дубинин Н.П. Общая генетика. –М., Наука, 1970.
6. Картель Н.А. Биоинженерия: методы и возможности.-Минск., Урожай, 1989.
7. Казидуб Н.Г., Шаманин В.П. Курс лекции зернобобовых культур по часней генетике (горох, соя, фасоль, вика, бобь).-Омск., 2003.
8. Лобашев М.Е. Генетика. М., Колос, 1967.
9. Ли У. Введение в популяционную генетику–М.; «Мир» 1967.
10. Морозов Е.М., Тарасевич Е. И., Анехина В.С. Генетика в вопросах и ответах – Минск.1989.
11. Мюнтцинг А. Генетика. М., Мир, 1967.
12. Меркурьева Е.К., Абрамова З.В., Бакай А., Кучиш И.И. Генетика–М. Агрпромиздат. 1991.
13. Фолконер Д.С. Введения в генетику количественных признаков .М., Агрпромиздат 1981.
14. Шмараев Г.Е. и другие. Генетика культурных растений: пшеница, рож, ячмен. – Л. Агрпромиздат. 1986.
15. Шмараев Г.Е. и другие. Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо, авёс.-Л., Агрпромиздат. 1988.

ТЕМА № 1. ПРЕДМЕТ, МЕТОДЫ И ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ НАУКИ

План:

1. Формирование генетической науки.
2. Методы её изучения.
3. Этапы развития генетической науки.
4. Современная генетика и её роль в сельскохозяйственной практике.

Литература 2,5,8,11, 13.

Генетика как наука изучает две особенности живого организма: наследственность и изменчивость. Благодаря наследственности сохраняются признаки и свойства организмов в новом поколении. Поэтому разнообразен окружающий нас мир. В организмах растений, животных и микроорганизмов сохраняются свойственные только им признаки.

История развития генетической науки нужно искать от самой жизни. Человечество от древних времён занималось скрещиванием растений и животных. При этом отбирали самые лучшие формы.

Материальные основы наследственности расположены в половых клетках и через них соединяется поколение растений и животных. Однако первоначально взгляды на наследственность опирались скорее на фантазию авторов конкретных теорий, нежели на непосредственные наблюдения. Кроме того, часто эти теории были результатом спекуляций, основой которых служили конкретные философские системы господствующие в то время идеи, и, хотя они явно противоречили общеизвестным фактам, их считали истинными. К таким теориям относятся теория самозарождения некоторых организмов, которые якобы рождались из пыли, грязи или иных субстанций, или теория партеногенеза, т.е. рождения самкой потомства без участия самца и множества других. Сегодня известно, что некоторых видов действительно наблюдается партеногенез.

Даже открытие в ХУП веке мужских и женских половых клеток, полностью разъяснившее тайну зачатия нового организма, не сразу направило научные дискуссии относительно загадок, связанных с наследственностью, в нужном направлении. Немедленно начались споры о том, какая из половых клеток - яйцо или сперматозоид играет большую роль в оплодотворении. Старонники доминирования яйцеклетки утверждали, что роль сперматозоида в оплодотворении сводится к стимуляции развития яйца, в котором уже имеется сформированный микроскопический зародыш-гоменкулос. Последователи этого направления-овисты боролись со своими противниками-улистами, которые главную роль в зачатии нового организма придавали

сперматозоиду. Подобно овистам, они предполагали, что сперматозоид содержит сформированный во всех отношениях зародыш, сходный по своим признакам со взрослым организмом.

Обе названные теории содержали одну общую идею о существовании в половых клетках детерминированных, как бы уже готовых зародышей, которые в дальнейшем только росли, чтобы достигнут размером взрослых особей. Это направление в биологии носило название преформизма.

Теории преформистов не господствовали особенно долго. В середине XVIII века Вольф, проводя эмбриологические наблюдения над развивающимися зародышами кур неопровержимо доказал, что на ранних стадиях развития зародыш сильно отличается от взрослой формы особей своего вида. Теория последовательного развития и дифференцирования органов и тканей зародыша по мере роста получила название эпигенеза и несомненно способствовало росту интереса к проблемам наследственности.

Заинтересованность эта ещё более возросла на границе XVIII и XIX веков и в XIX веке в связи с попытками сформулировать теорию эволюции. Ламарк, первый выдвинувший эту теорию, утверждал, что организмы приспосабливаются к меняющимся среды и наследуют приобретенные признаки. Он полагал, что упражнение определенных органов ведет к их лучшему развитию не только у той особи, которая непосредственно подвергалась воздействию, но и у ее потомков. И наоборот - неупражняемые органы в результате этого частично редуцируются. Ламарк не мог, до и не пытался отыскать механизмы, которые могли бы обеспечить передачу приобретенных признаков потомству через гаметы.

Совершенно иную концепцию эволюцию сформировал в середине XIX века Ч. Дарвин. В своем основном труде «Происхождение видов» (1859 г). Он представил теорию эволюции в которой он открыл механизмы эволюции и доказал, что конкурентная борьба за существование и необходимость приспособления популяции к изменениям среды содействуют выживанию наиболее приспособленных, наилучших форм организмов. Эта теория содержала и предположение о наследственном характере изменчивости, а тем самым и возможности передачи лучших адаптивных свойств потомству. Концепция наследования признаков не была однозначно сформулировано Ч. Дарвином.

Так же как и Ламарк, он был сторонником наследования приобретенных свойств, но рассуждения на эту тему имели в теории Дарви-

на второстепенное значение и принципиально не влияли на ее сущность.

Результаты многолетних исследований скрещиваний у гороха с разными морфологическими признаками опубликовал в 1866 году моравский (чех) ученый Григор Мендель. Публикацию трудно было назвать теорией. Однако выводы работы, которые пролежали забытыми до 1900 года, послужили основой современной науки о наследственности.

Основным методом изучения наследственности и изменчивости является генетический анализ. В свою очередь генетический анализ включает себя несколько проверяющих методов.

Наследование признаков родительских пар в нескольких поколениях, изменчивость генов и их комбинация исследуются гибридологическим анализом. Этот метод анализа является основным при генетических исследованиях.

Материальная основа наследственности изучается цитологическим методом. Объединение цитологического и гибридологического анализа дает новый цитологический метод.

Неоценимой заслугой Менделя стало сформулированное им правило чистоты гамет, из которого следовало, что субстанция наследственности дискретна и в зиготе не смешивается с субстанцией, происходящей от другого родителя. Мендель ввел понятие зачатка признака, названного позднее Иоганнсенем геном, а наука о наследственности стала называться генетикой (Бэтсон).

В 1900 году учение Менделя напомнили миру независимо друг от друга трое учёных: Де Фриз, Корренс и Чермак. С этого времени наблюдается очень быстрое развитие молодой науки. Несомненное влияние на нее оказали важные открытия в области цитологии, сделанные в конце прошлого столетия: открытие и описание хромосом (Вальдейер) и выявление механизмов клеточных делений (митоз и мейоз).

Первое 20 – летие XX века прошло под знаком многочисленных исследований скрещиваний у животных и растений. Большинство этих экспериментов подтвердили закономерности расщепления, открытые Менделем.

Однако, многочисленные случаи отклонения от ожидаемых Менделевских расщеплений заставляли некоторых исследователей сомневаться в справедливости или универсальности законов Менделя. Главным противником новой науки оказался Гальтон. Занимаясь наследованием некоторых признаков количественного характера, таких как рост и масса тела у человека, Гальтон не наблюдал Менделев-

ских расщеплений и поэтому оспаривал дискретный характер наследственной субстанции. Спор школы Гальтона с последователями Менделя оказался в конечном счете плодотворным для развития генетики, так как после выяснения причин отклонений статистические методы исследования наследственности были ими восприняты и стали основой развития новой ветви науки, называемой популяционной генетикой, которая нашла широкое применение в животноводстве и растениеводстве, а также в генетике человека.

Из законов Менделя следовало, что приобретенные признаки не наследуются. Только открытие мутаций и осознание существования наследственной и средовой (ненаследственный) изменчивости показала, что генетика не противоречит эволюции, но, напротив, может ее логически обосновать. Дарвинизм и Менделизм не исключают друг друга. Доказательство роли хромосом в процессах наследственности и создание так называемой хромосомной теории наследственности выпало на долю Моргана и его школы. В серии четко продуманных экспериментов, главным объектом которых была дрозофила, Морган не только доказал решающую роль ядра в процессах наследования, но и выяснил, что гены в хромосомах располагаются линейно, а кроме того, каждый ген занимает постоянное место в определенной хромосоме. Используя явления обмена гомологичными участками хромосом (кроссинговер), Морган сумел точно определить локус данного гена, положив, таким образом, начало созданию хромосомных карт. Метод, использованный для этого Морганом, актуален и в наше время.

Несмотря на быстрый прогресс в первой половине прошлого столетия не удалось разрешить многих принципиальных вопросов генетики, прежде всего проблемы химической основы наследственной субстанции и связанного с ней характера генетической информации. Если обратиться к первой проблеме, то исходные данные были получены в 1914 г, когда Эвери, Мак-Леод и Мак-Карти в результате своих экспериментов выяснили, что дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), перенесенная из одной бактериальной клетки в другую, меняет некоторые наследственные свойства реципиента, сближая его с донором.

Когда исследования других ученых подтвердили роль ДНК в процессах наследственности, наступил быстрый и очень плодотворный период исследований этого химического соединения. В 1953 году была расшифрована молекулярная структура ДНК английским учёным Уотсоном и Криком, что послужило импульсом для дальнейших генетических исследований на молекулярном уровне. Успехи мо-

лекулярной генетики позволили понять не только то, как наследуются определенные признаки, но и многие механизмы этих процессов на молекулярном уровне.

Таким образом, историю развития генетической науки можно разделить на три этапа. Первый этап: открытия Г. Менделем закономерности наследования и изменчивости. Второй этап: открытия материальной основы наследственности т.е. хромосомную теорию. Третий этап: в развитии генетической науки использования методов химии, физики, математики, кибернетики и других естественных наук.

Материальные основы наследственности расположены в половых клетках и через них соединяется поколения растений и животных. Этот вид размножения называется половое. Кроме того существует вегетативное размножения. Например, картошка, черенки деревьев, винограда и т.д. Однако здесь также поколения связывает клетки, т.е. они являются материальной основой.

Окружающий мир живого, частью которого является и человек, поражает внимательного наблюдателя своим огромным разнообразием. Мы настолько привыкли к этому многообразию видов животных и растений, что часто его не замечаем и осознаем эту очевидную истину лишь при встрече с необычными видами в крупных ботанических или зоологических коллекциях, в ботанических садах и зоопарках, в краеведческих музеях либо в других случаях когда встречается с множеством организмов, нередко удивительных по форме, окраске и размеру. Это разнообразие организмов принято называть изменчивостью.

Известно несколько вариантов изменчивости. Один из них мутация. Это происходит в результате воздействия влияние внешнего фактора (среды) на одного или несколько генов находящийся в хромосомах организма. Такой изменчивость сохраняется в следующих поколениях.

В результате комбинации разных генов, изменяется признаки и свойства организма. Такой изменчивость называется комбинационным.

Как известно, в результате индивидуального развития организма изменяется морфологическая, физиологическая и биохимические свойства?. Эти онтогенетические свойства обусловлены наследственностью. Такой вид изменчивости называется онтогенетическим или фенотипическим.

В результате изменения воздействия внешней среды иногда благо-приятствует воздествие генов на организм. Этот изменчивость принято называть модификационной. Как известно, при модификационной изменчивости расположения генов не меняются и поэтому такая изменчивость не передаётся на слудующие поколения.

Современная генетика превратилась в междисциплинарную науку, в развитии которой участвуют не только биологи, но и биохимики, биофизики, математики, физиологи, а также представители прикладных биологических дисциплин: полеводы, зоотехники, врачи и т.д.

Задачи современной генетики состоят не только в исследовании указанных теоретических проблем, раскрывающих перспективы и потенциал науки для познания кардинальных явлений природы. Перед генетикой стоят также и более близкие задачи, важные для достижения многих практических целей.

Как известно, сорт растения или порода животного это есть средство производства в сельском хозяйстве. Высоко продуктивные сорта растений и породы животных повышают производительность труда. Хотя выведение сортов и пород – задача самостоятельной науки – селекции, последняя не может развиваться без знания законов наследственности и изменчивости. Генетика раскрывает новые пути для селекции.

ВОПРОСЫ :

1. Что изучает генетическая наука?
2. Как формировалась эта наука?
3. Какие методы существуют для изучения этой науки?
4. Какие этапы развития генетической науки?
5. При формировании генетической науки какие течения существовало?
6. Какой роль генетики в сельскохозяйственном практике?

ТЕМА №2. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

- План:**
1. Строение клеток. Основные функции органоидов клеток.
 2. Размножение организмов: половое и бесполовое размножение.
 3. Морфология хромосом. Кариотип.
 4. Способы деления клеток: митоз; мейоз; amitoz; эндомитоз и их биологическое значение.

Литература: 2,4,5,8,11,12

Все населяющие Земли живые организмы состоят из клеток: одноклеточные из одной клетки, многоклеточные из многих клеток, число которых может достигнуть нескольких миллионов и даже миллиардов. Из клеток построены все ткани и органы растений и животных.

Клетки присущи все свойства живой материи. Поэтому ее можно назвать основной единицей структуры и функций живого, простейшей ячейкой жизни.

Наука о клетке называется цитологией (от греч. *cytos* - клетка и *logos*-наука). История возникновения и развития цитологии неразрывно связана с изобретением микроскопа и совершенствованием микроскопических исследований.

Английский естествоиспытатель Р.Гук, рассматривая под микроскопом пробку, обнаружил, что она состоит из отдельных замкнутых ячеек. Он называл их клетками. Это открытие, имевшее для биологии очень важное значение, Р.Гук в 1665 г опубликовал в своей книге «Микрография».

В 1838 - 1839 гг немецкие учёные ботаник М.Шлейден и зоолог Т.Шванн, изучая строение тканей растений и животных, независимо друг от друга пришли к выводу, что все живые организмы состоят из клеток.

В 1855 г. Р.Вирхов сформулировал положения, согласно которым любая клетка происходит только от предшествующей клетки путем деления. Так была обоснована клеточная теория строения живых организмов. Размеры клеток так же разнообразны, как и их формы. Диаметр их колеблется от нескольких микрометров до нескольких сантиметров. Например, диаметр куриного яйца достигает 6 см, яйца страуса -20-30 см. Длина нервной клетки, находящейся в спинном мозге человека, вместе с отростком, оканчивающимся в пальце руки, составляет 120-150 см.

В коре больших полушарий мозга человека содержится 14-15 миллиардов клеток, общее число клеток у человека превышает 200 миллиардов.

По метрической системе 1 мм равен 1 из тысячи долей 1 м (10^{-3} м) 1 из тысяча долей миллиметров (мм) – микрон или микрометр (мкм, 10^{-6} м) Одна из тысяча долей 1 микрометра (мкм) соответствует 1 нанометру (нм, 10^{-9} м). Мелкие объекты, например атомы и молекулы и их промежутки измеряются ещё меньшими единицами измерения – Ангстрем (\AA) ами.

1 \AA соответствует одна 10 миллионной доли 1 м, одна 10 тысячной доли 1 мкм или одна 10 доли (0,1) нанометра (10^{-10} м).

Для того чтобы сравнивать отдельные компоненты клеток и молекул можно привести следующие информации: величина атома – 1 \AA или 0,1 нм, аминокислоты – 1 нм, молекула белка – 5-10 нм, вирусы - 10-100нм, бактерии- 0,3-0,9мкм, эритроциты- 100нм.

Длина хромосом от 0,2 до 50 мкм, диаметр от 0,2 до 2 мкм. Величина хромосом человека 1-10 мкм.

Несмотря на огромное разнообразие растительных и животных клеток, все они состоят из цитоплазмы и ядра, заключенного в оболочку.

Цитоплазма – полужидкая коллоидная масса, состоящая из тончайших нитей, мембраны и зерен. Она заполняет все пространство клетки.

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

Рибосомы имеют очень небольшие размеры, всего от 150 до 0,035 мкм, поэтому их можно видеть только в электронном микроскопе. Рибосома – своеобразные фабрики белка. В них, как на конвейере, происходит сборка из аминокислот белковых молекул. Они работают очень высокопроизводительно: за один час они производят белка больше своей массы.

Митохондрии – своеобразные силовые станции клетки. В них накапливается энергия, необходимая для поддержания всех процессов жизнедеятельности организма роста, передвижения, осмотических процессов и т.д.

Комплекс Гольджи накапливает в себе различные отбросы жизнедеятельности клетки, секреты, попавшие извне. Ядовитые вещества и избытки воды, подлежащие удалению из клетки.

Лизосомы сферические частицы диаметром около 0,4 мкм. Окруженные многопротеиновой мембраной, содержат большое число кислых гидролиз, способных гидролизовать любые биополимеры – белки, нуклеиновые кислоты, липиды, полисахариды.

Пластиды имеются во всех клетках зеленых растений. Существуют три разновидности, их неокращенные пластиды называются лейкопластами, окрашенные – хлоропластами и хромопластами.

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

Прокариоты, доядерные организмы, имеют клетки небольших размеров (0,5- 3 мкм), они лишены ядерной мембраны, образуя так называемый «нуклеотид» и не содержит четко отграниченных мембранами органоидов.

Прокариоты не имеют митотического аппарата и ядрышка.

Эукариоты – ядерные организмы, имеют четко ограниченное ядро, ядрышки, митохондрии, хлоропласты и другие органоиды. У

них сильно развита сеть внутренних биологических мембран. Хромосома эукариотов состоит из ДНК и белков – гистонов.

Клетка и ее структурные элементы составляют материальную основу размножения организмов. При огромном разнообразии форм размножения организмов все они могут быть связаны к двум основным типам: бесполому и половому. При бесполом размножении воспроизведение потомства происходит от одной родительской особи путем образования спорами вегетативно. В первом случае новый организм возникает из одноклеточного образования споры. Споры у растений образуются в спорангиях. Таким способом размножаются грибы, папоротники, хвощи.

При вегетативном размножении потомство возникает от отделившихся от материнской особи участков тела - из корней, стеблей, или других вегетативных органов.

При половом размножении потомства дают две родительские особи. Каждая из них образует половые клетки, или гаметы сливаются и образуют зиготу.

Особую форму полового размножения представляет партеногенез или девственное размножение. При партеногенезе новый организм возникает из яйца, развивающегося без оплодотворения. У растений развитие зародыша без слияния половых клеток получило названия апомиксиса.

Каждый вид растений и животных характеризуется определенным и постоянным числом хромосом, содержащихся во всех клетках тела организма и не зависит от величины организма и уровня их организации.

Число хромосом во всех клетках организма двойное, диплоидное. Оно образуется от слияния двух половых клеток, в каждый из которых имеется одиночное, гаплоидное, число хромосом. Гаплоидный набор хромосом обозначают буквой n , диплоидный - $2n$.

Хромосома состоит из двух по внешнему виду одинаковых взаимно перевитых продольных половинок, называемых хроматидами. Хроматида образованы из нуклеопротеидных нитей- хромонем, число которых в хроматиде различно. Хромонемы, в свою очередь, состоят из более мелких субъединиц - хромофибрил. Хромофибриллы видимы лишь в электронном микроскопе, они представляют собой элементарные линейные субъединицы хромосом и состоят из ДНК.

В хромонемах различаются интенсивно окрашенные зерна, или дольки, состоящие из ДНК. Они получили название хромомер.

Места которыми хромосомы прикрепляются к нитям веретена во время деления ядра, называются центромерами.

С помощью центромер хромосомы прикрепляются к нитям акромаминового веретена.

Перетяжка занимает в хромосоме определенные и постоянные положения, разделяя ее на два плеча, по относительной величине которых хромосомы делят на три типа: равноплечие (метоцентрические), неравноплечие (субметацентрические), резконервноплечие (ахроцентрические).

Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку. Она отделяет основную часть хромосомы от её добавочного участка- спутника. На месте вторичной перетяжки после клеточного деления образуется ядрышки.

Гигантские (политенные) хромосомы образуются в результате явления, называемого политенией, когда число хромомем в хромосомах увеличивается, но образующиеся хроматиды не расходятся, расщепления хромосом не происходит, и они поэтому утолщаются, становясь крупными

Каждый организм имеет харктерный для него набор хромосом, получивший название кариотипа. Кариотип - совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной, формой, расположением центромер и др. Отличаясь большой специфичностью и постоянством, кариотип является очень важной видовой характеристикой организмов.

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

Митоз представляет собой непрерывный процесс, в результате которого происходит с начала удвоение, а затем точное равномерное распределение наследственного материала, содержащегося в хромосомах, между двумя вновь возникающими клетками.

Деление клеточного ядра влечет за собой деление всей клетки. Этот процесс называется цитокинезом. В течение митоза ядро проходит четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу, телофазу. Состояние между двумя митозами называют интерфазой или интеркинезом.

Большую часть времени клетки находятся в состоянии интеркинеза, и лишь сравнительно недолго продолжается митоз. В общем митотическом цикле собственно митоз занимает $\frac{1}{25}$ - $\frac{1}{60}$ часть времени и у большинство клеток длится от 0,5 до 2 ч.

Предполагается, что в основе митотического цикла лежит процесс спирализации и деспирализации хромосом. Толщина хромосом в интерфазе очень мало, длины и состоят из двух нитей хроматид, диаметр каждый из которых равен всего 0,01 мкм. Следовательно хро-

мосомы в ядре не исчезают, а принимают форму длинных и тонких нитей, которые почти не видны.

Профаза - первая фаза деления ядра. В результате спирализации хромомем хромосомы уплотняются, укорачиваются и становятся отчетливо видимыми. К концу профазы хорошо заметно, что каждая хромосома состоит из двух тесно соприкасающихся друг с другом хроматид. Оба хроматиды соединяются одним общим участком центромерой и начинаются постепенно передвигаться к клеточному экватору.

Из материала цитоплазмы и ядра в поздней профазе начинает формироваться веретено деления. Они обеспечивают в дальнейшем движение хромосом к полосам клетки во время метафазы.

Метафаза хромосомы сильно уплотнены и приобретают определенную, характерную для данного вида форму. Все хромосомы располагаются в экваториальной плоскости ядра, свободные их концы направлены к центру ядра, образуя звезду.

Анафаза вслед за делением центромер начинается расхождение хроматид, ставших теперь отдельными дочерними, или сестринскими, хромосомами, к противоположным полюсам. Анафаза заканчивается сближением хромосом у полюсов, где они образуют фигуры, похожие по внешнему виду на звезды. В конце анафазы начинается раскручивание (деспирализация) хромомемных нитей, и хромосомы, отошедшие к полюсам, в это время менее четко видимы.

Телофаза продолжается деспирализация хромосомных нитей, и хромосомы постепенно становятся более тонкими и длинными, приближаясь к тому состоянию, в котором они были в профазе. Обе новые дочерние клетки вступают в период интерфазы. Непосредственные причины, вызывающие деление клетки, недостаточно ясны. Наиболее вероятные из них заключается в нарушении ядерно-плазменного отношения. При увеличении объема цитоплазмы в растущей клетке это отношение уменьшается и ядро оказывается не в состоянии регулировать клеточные процессы. Такое неустойчивое состояние может дать толчок к началу деления.

Амитоз. Наряду с митозом существует и другой вид деления соматических клеток, так называемое прямое их деление, или амитоз, когда ядро клетки делится пополам простой перетяжкой. Путем амитоза делятся клетки ряда простейших организмов, многие специализированные клетки, например клетки печени у животных, клетки стенок завязи паренхимы клубней у растений. Амитоз наблюдается при делении патологически измененных клеток, в частности раковых.

Мейотическое деление впервые было открыто в 1884 г. Оно существенно отличается от митоза и амитоза.

Мейоз состоит из двух быстро следующих друг за другом делений клеток. Одно из них называется редукционным, или первым мейотическим делением, при котором число хромосом уменьшается в 2 раза: второе - эквационным (равным), или вторым мейотическим делением протекающим так же, как и митоз. Каждое из этих делений, как и обычный митоз, состоит из четырёх фаз: профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

Наиболее сложно протекает профазы первого деления. Она делится на пять последовательных стадий: лептоному, зигонему, пахиному, диплоному и диакинезу.

В заключительной стадии первого деления – диакинезе хромосомы благодаря спирализации утолщаются и укорчиваются, разрушается оболочка ядра, и наступает вторая стадия первого деления - метафаза, когда спаренные хромосомы, состоящие из четырёх хроматид, располагаются в плоскости экватора веретены.

В анафазе спарённые гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух тесно связанных между собой хроматид, расходятся. Такие хромосомы называются диодами. К каждому полюсу отходит одна из хромосом каждой пары. Следовательно, в каждую из вновь образовавшихся дочерних клеток попадает половина хромосом материнской клетки, т.е. происходит редукция (уменьшение) число хромосом. Сразу же после первого деления и короткой телофазы наступает интерфаза (промежуток времени между концом первого и начало второго деления) которая длится недолго.

В нее хромосомы входят уже удвоенными. Вслед за этим начинается второе деление мейоза. Оно проходит по типу митоза, повторяя все его фазы.

ВОПРОСЫ:

1. Из каких частей состоит клетка?
2. Какие функции выполняет органоиды клеток?
3. Какие типы клеток существует?
4. Какими способами размножаются организмы?
5. Каким набором хромосом обладает живые организмы?
6. Какие способы деления клеток существует?

ТЕМА № 3. ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РАЗВИТИЯ. ДВОЙНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

- План:** 1). Цитологические основы полового размножения.
2). Спорогенез и гаметогенез у растений.

- 3). Оплодотворение у животных и растений.
- 4). Нерегулярные типы полового размножения. Партогенез, гиногенез, андрогенез.

Литература: 1,3,5,10

Для сохранения каждого вида растений или животных необходимо, чтобы отдельные его представители размножались, порождая новых особей для замены тех, которые погибли от хищников, паразитов или старости. Связанные с этим процессы у разных животных чрезвычайно различны, но существует два основных типа размножения: бесполое и половое. В бесполом размножении участвует только одна родительская особь, которая делится или почкуется с образованием двух или большого числа новых особей, идентичных по своим наследственным признакам родительской особи.

Даже высшие животные могут размножаться бесполом путем: образование однойцевых близнецов при разделении одной оплодотворенной яйцеклетки-это своего рода бесполое размножение. В половом размножении участвуют две особи, каждая из которых дает специализированную клетку - гамету (яйцо или сперматозоид): гаметы сливаются друг с другом, образуя зиготу, или оплодотворенное яйцо.

Яйцо обыкновенно представляет собой крупную неподвижную клетку, содержащую запас желтка, который служит источником питания эмбриона в случае, если яйцо будет оплодотворено. Сперматозоиды обычно очень мелкие и подвижны: они снабжены хвостом, который позволяет им активно двигаться, приближаясь к яйцу.

Биологическое преимущество полового размножения состоит в возможности рекомбинации лучших наследственных признаков обоих родителей, в результате чего потомство может быть более жизнеспособным, чем каждый из родителей.

Процесс формирования половых клеток у растений подразделяется на два этапа: 1-й этап – спорогенез–завершается образованием гаплоидных клеток- спор; 2-й этап- гаметогенез- включает образование зрелых гамет. Образование микроспор, или пыльцевых зерен, у растений называют микроспорогенезом, а процесс образования мегаспор (или макроспор) – мега или макроспорогенезом.

Рассмотрим микроспорогенез и микрогаметогенез на наиболее общем примере покрытосеменных растений. В субэпидермальной ткани молодого пыльника, называемой архиспорием, каждая клетка после ряда делений становится материнской клеткой пыльцы, которая проходит все фазы мейоза.

В результате двух мейотических делений возникают четыре гаплоидные микроспоры. Они лежат четверками, их называют тетрадами спор. При созревании тетрады распадаются на отдельные микроспоры.

Этим заканчивается микроспорогенез. Вслед за образованием одноядерной микроспоры начинается микрогаметогенез. Первое митотическое деление микроспоры приводит к образованию вегетативной и генеративной клеток. В дальнейшем вегетативная клетка и ее ядро не делятся. Генеративная клетка, содержащая меньшее количество цитоплазмы, вновь делится. Это деление может осуществляться еще в пыльцевом зерне или в пыльцевой трубке. В результате образуются две мужские половые клетки, которые, в отличие от сперматозоидов животных, не способны к движению и называются спермиями. Таким образом, из одной споры с гаплоидным набором хромосом в результате двух митотических делений образуются три клетки. Две из них - спермии и одна вегетативная.

В субэпидермальном слое молодой семязпочки обособляется археспориальная клетка, часто только одна. Клетка археспория растет, превращаясь в материнскую клетку мегаспоры. В результате двух делений мейоза материнской клетки мегаспоры образуется тетрада мегаспор. Каждая из клеток тетрады гаплоида. Однако только одна из них продолжает развиваться, остальные три дегенерируют. На следующем этапе осуществляется мегагаметогенез. Оставшаяся функционировать мегаспора продолжает расти, и затем ее ядро претерпевает ряд митозов.

При этом сама клетка не делится, она образует зародышевый мешок.

У разных растений число митозов может варьировать от одного до трех. У большинство растений (70 % видов покрытосеменных) бывает три деления, в результате возникает восемь одинаковых ядер. Во время этих делений ядра занимают полярное положение, четыре из них оказываются лежащими, ближе к микропиле (место проникновения спермиев), а четыре других в противоположном конце зародышевого мешка, называемого халазальным.

Из четырех клеток, располагающихся у микропиле, три клетки - яйцеклетка и две так называемые синергиды - образуют яйцевой аппарат. Синергиды играют вспомогательную роль при оплодотворении, они скоро разрушаются. Четвертое ядро отходит к центру зародышевого мешка, где сливается с одним из ядер, отошедшим от халазального конца. Слившиеся в центральной части два гаплоидных ядра образуют одно диплоидное - вторичное, или центральное, ядро зародышевого мешка. Оставшиеся у халазального конца зародышевого мешка три ядра обособляются в клетки: они называются антиподами. Антипода, так же как и синергиды, играют вспомогательную роль при развитии зиготы и вскоре разрушаются. Таким образом, в результате трех мито-

тических делений в зародышевом мешке образуется 8 одинаковых гаплоидных ядер, из которых только одно образует яйцеклетку. Однако у различных групп растений этот процесс протекает весьма разнообразно. Оплодотворением принято называть побуждение яйца к развитию путем объединения в нем ядер (кариогамии) мужских и женских половых клеток. Оплодотворение представляет собой необратимый процесс: однажды оплодотворенное яйцо не может быть оплодотворено вновь. Сингамия (слияние мужских и женских половых клеток) и кариогамия составляют сущность процесса оплодотворения. Процесс оплодотворения у животных можно разделить на несколько фаз. Первая фаза начинается с того, что сперматозоид либо прикрепляется к любой точке поверхности яйцеклетки, либо проникает в нее через микропиле. Момент соприкосновения головки сперматозоида с яйцом является начальным в цепи химических реакций. Эту фазу называют фазой активации яйца. Вторая фаза процесса оплодотворения начинается после проникновения в яйцо одного (моноспермия) а у некоторых животных и нескольких сперматозоидов (полиспермия). Проникший сперматозоид готовится к слиянию с женским ядром и последующему митозу: ядро сперматозоида постепенно набухает и приобретает вид интерфазного ядра. Такое ядро называют семенным или мужским пронуклеусом. Ядро яйцеклетки, прошедшей все фазы мейоза, готовое к слиянию с ядром сперматозоида, называют женским пронуклеусом.

В акте оплодотворения два гаплоидных пронуклеуса сливаются в одно ядро, образуя зиготу. В результате кариогамии гомологичные хромосомы, разошедшиеся в мейозе у предыдущего поколения, вновь воссоединяются в одном ядре зиготы. Так восстанавливается диплоидный набор хромосом при половом размножении. Оплодотворение у растений в принципе сходно с таковым у животных, но имеет и некоторые особенности. Как известно, микрогаметогенез завершается образованием двух спермиев, которые формируются или в пыльцевом зерне, или в пыльцевой трубке при прорастании пыльцевого зерна. Пыльцевая трубка, дорастая до микропиле зародышевого мешка, соприкасается с яйцевым аппаратом- яйцеклеткой и синергидами. При соприкосновении конца пыльцевой трубки с синергидами пыльцевая трубка лопается, а синергида разрушаются. Передвигающиеся по пыльцевой трубке по мере ее роста два генеративных ядра- спермии после разрыва трубки вместе с ее содержимым попадают внутрь зародышевого мешка. Из двух проникших в зародышевой мешок спермиев один спермий сливается с гаплоидным ядром яйцеклетки. Слияние ядра спермия с ядром яйцеклетки является собственно оплодотворением

у растений. В оплодотворенной яйцеклетке- зиготе восстанавливается диплоидное число хромосом. Из зиготы развивается зародыш семени.

У покрытосеменных растений, кроме зародыша в семени развивается дополнительный эмбриональный орган- эндосперм, который представляет собой питательное депо зародыша. Начало развития эндосперма обеспечивается вторым оплодотворением. Второй спермий пыльцевой трубки, попадая в зародышевый мешок, сливается с диплоидным ядром центральной клетки зародышевого мешка. При этом образуется клетка с тройным набором хромосом: два одинаковых набора хромосом материнского организма и один набор отцовского. Слияние одного спермия с яйцеклеткой, а другого с ядром центральной клетки называют двойным оплодотворением. Это открытие сделано в 1898 году русским учёным С.Г.Навашиным.

К нерегулярным типам полового размножения можно отнести партеногенетическое, гиногенетическое и андрогенетическое размножение животных и растений. Партеногенез – это развития зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

Различают партеногенез соматический, или диплоидный, и генеративный, или гаплоидный. При соматическом партеногенезе яйцеклетка не претерпевает редукционного деления или если и претерпевает, то два гаплоидных ядра, сливаясь вместе, восстанавливают диплоидный набор хромосом (автокариогамия): таким образом в клетках тканей зародыша сохраняется диплоидный набор хромосом. При генеративном партеногенеза зародыш развивается из гаплоидной яйцеклетки. Например, у медоносной пчелы трутни развиваются из неоплодотворенных гаплоидных яиц путем партеногенеза.

Партеногенез у растений очень часто называют апомиксисом. Наиболее распространенным типом апомиктического размножения является тип партеногенетического образования зародыша из яйцеклетки. При этом чаще встречается диплоидный апомиксис (без мейоза). Наследственная информация и при образовании эндосперма, и при образовании зародыша получается только от матери. Очень сходно с партеногенезом гиногенетическое размножение. В отличие от партеногенеза при гиногенезе участвуют сперматозоиды как стимуляторы развития яйцеклетки (псевдогамия), но оплодотворения (кариогамия) в этом случае не происходит: развитие зародыша осуществляется исключительно за счет женского ядра. Прямой противоположностью гиногенеза является андрогенез. При андрогенезе развитие яйца осуществляется только за счет мужских ядер и материнской цитоплазмы. Андрогенез может иметь место в тех случаях, когда материнское ядро почему – либо погибает до момента оплодотворения. Развития андрогенных

особей до взрослого состояния наблюдалось лишь у тутового шелкопряда и паразитической осы. Андрогенетическое размножения, как исключение, обнаружено и у некоторых растений (табак, кукуруза и др).

ВОПРОСЫ:

1. Чем объясняется биологическое преимущество полового размножения?
2. Как формируется половые клетки у растений?
3. Что такое спорогенез и гаметогенез?
4. Что такое процесс оплодотворения и как она происходит?
5. Что такое двойное оплодотворение и как она происходит?
6. Какие нерегулярные типы полового размножения существуют?
7. Какие существенные различия партеногенеза, гиногенеза и андрогенеза?

ТЕМА № 4. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

- План:**
- 1). Химическое строение хромосом.
 - 2). Структура и функции нуклеиновых кислот.
 - 3). Опыты Ф. Гриффитса и О.Эвери.
 - 4). Репликация ДНК и его биологическое значение.

Литература: 3, 6, 11, 18

Множество разнообразных экспериментов, выполненных на различных видах растений и животных, было установлено, что именно хромосомы несут в себе информацию о признаках и свойствах организма, передающуюся от клетки к клетке, от одного поколения к другому.

Хромосомы состоят из белка и ДНК, которые соединены в них в общую надмолекулярную нуклеопротеидную структуру. Когда выяснилась, что материальные носители наследственности – гены находятся в хромосомах, встал вопрос о том, из каких же компонентов хромосом они состоят, т.е. какова их химическая природа. Выяснилось, что генетическая информация заключена в нуклеиновых кислотах. Доказательство хранения и передачи генетической информации нуклеиновыми кислотами были получены в 1941 году Эвери и сотрудниками при работе с бактериями.

Ещё в 1928 году английский бактериолог Ф.Гриффитс наблюдал изменения наследственных свойств бактериальных клеток пневмококков под влиянием какого – то вещества, выделяющегося из других клеток. У пневмококков *Diplococcus pneumoniae* имеется два штамма, хорошо различимых по внешнему виду и болезнетворным свойствам, клетки одного из них (S - штамм) заключены в капсульные оболочки, состоящие из полисахаридов, отличаются высокой

вырулентностью и вызывают у некоторых мелкопытающих тяжёлые заболевания - инфекционную пневманию. Клетка другого штамма (R – штамм) не имеют капсульных оболочек и невирулентны. В опытах Ф. Гриффитса мыши которым вводили вирулентный штамм, погибали. При введении невирулентного штамма они оставались живыми. Клетки вирулентного штамма, предварительно убитые нагреванием, также не вызывали заболевания.

В этом опыте совершенно неожиданные результаты были получены у четвертой группы мышей, которым вводили смесь невирулентных и вирулентных, но убитых нагреванием клеток. Эти мыши заболели инфекционной пневмонией и тоже погибали, как и мыши первой группы, которым вводили вирулентный штамм. В выделениях таких больных животных обнаруживались капсульные вирулентные клетки пневмококков. следовательно, взаимодействие невирулентных и убитых нагреванием вирулентных клеток восстанавливало свойства и внешние признаки последних.

Происходило трансформация - передачи особенностей одних клеток другим. Самое интересное в этих опытах заключалось в том, что трансформация происходила под влиянием какого то вещества небелкового характера, поскольку клетки донора предварительно были убиты.

Ответ на вопрос, что представляют собой это вещество, посредством которого осуществляется бактериальная трансформация, был дан в 1944 году в экспериментах американских микробиологов- генетиков под руководством О.Эвери. Продукты разрушенных капсульных клеток бактерий были ими разделены на химические компоненты, каждый из которых оценивался на способность вызывать трансформацию признака капсульности. При этом обнаружили, что только одно вещество обладало способностью превращать бескапсульные клетки в капсульные. С помощью химических методов было показано, что этим веществом, обладающим высокой трансформирующей активностью, является чистая ДНК. Опыт проведенной в лаборатории О. Эвери, был многократно повторен в отношении трансформации признака капсульности и многих других наследственных признаков у бактерий и получил полное подтверждение.

Нуклеиновые кислоты представляют собой линейные полимеры, очень крупные молекулы которых образованы цепочкой звеньев- нуклеотидов, каждый из которых состоит из трех компонентов, а именно из азотистого основания остатка сахара и остатка фосфорной кислоты. Существует два основных класса нуклеиновых кислот- дезоксирибонуклеиновые кислоты (сокращенно ДНК) и рибону-

клеиновые кислоты (сокращенно РНК). ДНК содержит сахар дезоксирибозу, а РНК – несколько отличный сахар рибозу.

В состав ДНК входят четыре типа азотистых оснований: пурины – аденин и гуанин и пиримидины – цитозин и тимин. РНК имеет тоже четыре типа оснований, из которых три (аденин, гуанин и цитозин) такие же, как в ДНК, а тимин заменен здесь другим пиримидном – урацилом.

Кроме перечисленных главных азотистых оснований, в состав некоторых нуклеиновых кислот в небольшом количестве входят ещё другие азотистые основания, получившие название минорных. Так, у высших животных и высших растений в ДНК небольшая часть цитозинов заменена 5 - метилцитозином, а в ДНК ряда фагов весь цитозин заменен 5 – оксиметилцитозином. В некоторых типах РНК в незначительном количестве встречаются псевдоуридин, метилгуанин и другие основания.

Пространственная конфигурация (конформация) молекул ДНК была установлена в 1953 году Уотсоном и Криком на основании рентгенографического исследования и биохимических данных. Согласно предложенной ими модели, подтвержденной позже множеством других работ, молекула ДНК состоит из двух нитей, образующих правовинтовую спираль с диаметром около 20 \AA и шагом около 34 \AA , каждый виток которой включает 10 пар нуклеотидов. Азотистые основания обеих нитей ориентированы в направлении к середине спирали, причем аденин одной нити всегда находятся напротив тимины другой нити, а гуанин одной нити – напротив цитозина другой нити.

В каждый из этих пар основания соединены друг с другом водородными связями. Две такие связи имеются в паре аденин – тимин и три – в паре гуанин – цитозин. Вследствие такой комплементарности азотистых оснований порядок чередования нуклеотидов в обеих нитях ДНК оказывается взаимообусловленным, а обе нити спирали расположены параллельно и представляют как бы реплики друг друга.

Комплементарность двух нитей молекулы ДНК приводит к тому, что число пуринов в ней равно числу пиримидинов, т.е. отношение $A+G/C+T$ (где А – аденин, Г – гуанин, Ц – цитозин и Т – тимин). Отношение же $A+T/C+G$ в разных ДНК очень различно и характерно для каждой из них, почему его иногда называют коэффициентом специфичности ДНК.

Молекулы разных ДНК сильно различаются своими размерами но все они очень крупные (макромолекулы) и состоят из огромного числа (тысяч, миллионов или миллиардов) мономеров – нуклеотидов

и соответственно этому характеризуются очень большими молекулярными весами.

В отличие от ДНК молекулы РНК, как правило, однонитевые. Построены они аналогично нитям ДНК, только как уже говорилось, в сахарно- фосфатной состав их молекул входит не дезоксирибоза, а рибоза и вместо тимина у них имеется другой пиримидин- урацил. В редких случаях, а именно у немногих из РНК-содержащих вирусов, молекулы РНК двуниевые, состоящие подобно молекулам ДНК, из двух антипараллельных и комплементарных друг другу нитей, соединенных водородными связями аденин- урацил и гуанин - цитозин.

В зависимости от функций, присущих молекулам РНК, все РНК могут быть разделены на несколько классов. Из них только РНК, находящиеся в РНК-содержащих вирусах, являются геномными, т.е. хранят и передают следующему поколению соответствующую генетическую информацию. Остальные РНК (рибосомальное РНК, матричные РНК, транспортные РНК и др) выполняют функции, главным образом связанные с реализацией генетической информации.

Размеры молекул РНК очень различны, но в общем они меньше молекул ДНК. К самым мелким относятся транспортные РНК, молекулы которых имеют вес около 25×10^3 дальтонов и состоят из приблизительно 80 нуклеотидов. Геномные РНК вирусов относятся к самым крупным, молекулярный вес их может достигать десяти миллионов, а число нуклеотидов в молекуле- десятков тысяч.

При размножении любых форм жизни (кроме вирусов РНК-типа) происходит увеличение число молекул ДНК. У многоклеточных организмов из двух слившихся гамет получают тысячи, миллионы или миллиарды клеток тела у бактерий и простейших из одной родительской клетки возникают две, из них четыре и затем, в геометрической прогрессии, множество новых. Во всех случаях каждая исходная молекула ДНК каким то образом даёт начало огромному числу новых, причем сохраняются в неизменном виде все особенности, присущие ДНК данного живого существа и различные у разных из них. Одно из важнейших свойств ДНК - способность ее к самоудвоению (репликации). Если двойная спираль ДНК расплетется и на обеих нитях начнется синтез новых нитей, то должны получиться две копии, полностью тождественные исходной молекуле ДНК. Это произойдет вследствие комплементарности азотистых оснований.

Предположения о таком матричном принципе репликации ДНК, высказанное Уотсоном и Криком, когда они установили двухспиральную структуру ее молекула, было затем подтверждено множе-

ством опытов, проведенных разными методами, и правильность его к настоящему времени прочно доказана.

Свойства самоудвоения, или самокопирования, молекул ДНК – уникальное. Им не обладают никакие другие молекулы химических веществ. Открытие этого свойства ДНК имело важное значение для объяснения на молекулярном уровне явлений наследственности, связанных с образованием в процессе размножения тождественных клонов.

ВОПРОСЫ :

1. Из каких химических веществ состоит хромосома?
2. Какая доля нуклеиновых кислот в составе хромосом?
3. Из каких мономеров состоит ДНК и РНК?
4. Какие азотистые основания в молекуле ДНК?
5. Какие азотистые основания в молекуле РНК?
6. Кем и как определялась, что наследственная информация находится в молекуле ДНК?
7. Что такое репликация и как она проходит в молекуле ДНК?
8. Какое биологическое значение репликации ДНК?

ТЕМА № 5. БИОСИНТЕЗ БЕЛКА И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ.

- План:**
- 1). Белки и аминокислоты.
 - 2). Транскрипция и трансляция.
 - 3). Генетический код.
 - 4). Синтез белка и его регуляция.

Литература: 2, 3, 11, 12

Белки обширный класс органических соединений, играющих важнейшую роль в жизнедеятельности организмов. Они входят в состав цитоплазмы, ядра и органоидов клеток. Белки-ферменты являются катализаторами биохимических процессов. Сократимые белки мышц обуславливают движение. Белки-антитела обуславливают защиту организма от инфекций.

Несмотря на многообразие белков, их молекулы имеют единый план строения. Как и нуклеиновые кислоты, они являются линейными полимерами, но мономерами для белков служат не нуклеотиды, а аминокислотные остатки. В состав белковой молекулы может входить до 20 различных аминокислот, которые приведены ниже. Аминокислоты могут соединяться друг с другом. При последовательном соединении многих аминокислот образуется цепь, называемая полипептидом. Молекулы белка представляет собой одну или несколько связанных между собой полипептидных цепей. Для каждого из многообразных белков характерна совершенно определенная последовательность аминокислотных остатков в полипептидных цепях, чем во многом и обуславливаются свойства данного

белка. Последовательность или порядок расположения, аминокислотных остатков называется первичной структурой белка.

Аминокислоты входящие в состав белков, и их условные обозначения.

Аланин (ала)	Изолейцин (илей)
Арганин (арг)	Лейцин (лей)
Аспарагин (аспн)	Лизин (лиз)
Аспарагиновая кислота (асп)	Метионин (мет)
Валин (вал)	Пролин (про)
Гистидин (гис)	Серин (сер)
Глицин (гли)	Тирозин (тир)
Глутамин (глун)	Треонин (тре)
Глутаминовая кислота (глу)	Триптофон (три)
	Фенилаланин (фен)
	Цистеин (цис)

Первичная структура может быть моделирована различными способами. Для понимания изучаемого явления, т.е. генного контроля биосинтеза белков, можно воспользоваться простейшим видом моделирования, при котором последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи белка изображается в виде цепочки из условных обозначений аминокислот.

Например, 1 2 3 4 5
гли - фен - мет - тир - гис -

ДНК участвует в синтезе всех белков, она определяет их строение и функции. Но целый ряд данных указывает на то, что сама ДНК непосредственно не может быть матрицей в синтезе белков. Во всех клетках, кроме бактериальных, почти вся ДНК находится в хромосомах клеточного ядра, но в то же время хорошо известно, что синтез белка идет главным образом в цитоплазме, где ДНК содержится в ничтожно малых количествах. Следовательно, уже сам факт пространственного разделения ДНК, находящейся в ядре, и белков, синтезирующихся в цитоплазме, указывает на существование какой-то промежуточной матрицы, переносящей генетическую информацию из ядра в цитоплазму к месту синтеза белков.

Прямое доказательство того что непосредственно на ДНК белок не синтезируется и промежуточной матрицей в этом процессе несомненно служит РНК, были получены в опытах с использованием радиоавтографии.

Совокупность большого числа фактов и наблюдений привела к формированию основного генетического постулата матричной теории наследственности который схематически обычно выражается

Так : Репликация ДНК \longrightarrow транскрипция РНК \longrightarrow трансляция аминокислот \longrightarrow синтез белков

Репликация—процесс самоудвоения ДНК, в котором роль матрицы играет сама молекула ДНК. При репликации молекулы ДНК размножаются путем самокопирования.

Транскрипция-перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК. Трансляция - процесс, в котором матрицей для биосинтеза белка служит РНК. Она определяет последовательность аминокислот во всех белковых, т.е. происходит считывание (тран-ляция) или перевод информации о нуклеотидном строении РНК на аминокислотное строение белка.

Следовательно, ДНК, входя в состав ядра клетки, благодаря свойству самоудвоения молекул сохраняет свое количественное постоянство при делении клеток, определяет структуру и регулирует синтез образующихся в клетке белков. Но молекулы ДНК не являются непосредственно матрицами в самом процессе синтеза белка. Сначала происходит перенос генетической информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК. Затем последняя сама становится матрицей и в соответствии с информацией, полученной от ДНК, определяет последовательность соединения аминокислот в белковой молекуле.

Одна молекула и-РНК, как правило, несет информацию о строении одной полипептидной цепи. Как только заканчивается построение на ДНК - матрице цепи и - РНК, она сразу же переходит в цитоплазму и прикрепляется там к одной из рибосом. Вслед за этим начинается синтез белка. Но прежде необходимо познакомиться с генетическим кодом.

Последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая размещение аминокислот в синтезируемом белке, называется генетическим кодом, или кодом наследственности.

Для расшифровки генетического кода прежде всего необходимо было выяснить, какое минимальное число нуклеотидов может определять (кодировать) образование одной аминокислоты. Если бы каждая из 20 аминокислот кодировалась одним основанием, то ДНК должна была бы иметь 20 различных оснований, фактически же их только четыре. Очевидно, сочетание двух нуклеотидов также недостаточно для кодирования 20 аминокислот. Она может кодировать лишь 16 аминокислот ($4^2 = 16$ сочетаний). Сочетание же трех нуклеотидов дает 64 комбинации ($4^3 = 64$ сочетания) и, следовательно, способно кодировать более чем достаточное число аминокислот для образования любых белков. Такое сочетание трех

нуклеотидов называется триплетным кодом. В триплетном коде аминокислоты кодируются тройками оснований (например, УУУ, ЦГЦ, АЦА и т.д.). Участок цепи ДНК из трех нуклеотидов, определяющий включение в белковую молекулу строго определенной аминокислоты, называется кодоном.

После обоснования принципа генетического кода необходимо было экспериментальным путем установить, какие конкретные триплеты кодируют каждую из 20 аминокислот. Начало решения этой сложной задачи было положено в опытах американских биохимиков М.Ниренберга и Дж.Маттеи. Затем, последовательно комбинируя в синтетических РНК по три основания из четырех, в лабораториях М.Ниренберга и С. Очоа в 1962 году был расшифрован состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул. Когда были расшифрованы триплеты для всех аминокислот, входящих в молекулы белков, оказалось, что большинство из них кодируется не одним, а двумя, тремя, даже четырьмя различными триплетами. Например, метионин кодируется одним триплетом (АУГ), лизин - двумя (ААА и ААГ), изолейцин - тремя (АУУ, АУЦ и АУА), серин - пятью триплетами (УЦУ, УЦЦ, УЦА и УЦГ).

Одна молекула и - РНК транскрибирует последовательность нуклеотидов с отрезка ДНК, равного одному гену, и переносит эту информацию на последовательность расположения аминокислот в полипептидной цепи одного белка. Информационная РНК, проникнув из ядра в цитоплазму и прикрепившись к рибосомам, начинает действовать по отношению к белкам, как матрица.

Процесс синтеза белка состоит из четырех последовательных стадий, или этапов. В первом этапе активируются аминокислоты, за счет взаимодействия их с аденозинтрифосфорной кислотой (АТФ). Возникает соединение, в котором запас энергии АТФ переходит на аминокислоту, становящуюся при этом более активной.

Второй этап связан с переносом, или транспортировкой, активированных аминокислот к рибосомам. Эту функцию выполняет транспортная РНК (т- РНК), молекула которых по сравнению с молекулой и - РНК небольшая, она содержит всего 70-80 нуклеотидов.

Для каждой аминокислоты существует своя особая т- РНК. Следовательно, не менее двадцати разновидностей т- РНК - по одной для каждой из двадцати аминокислот, из которых строятся различные белки.

Третий этап начинается построением аминокислот в порядке опережаемом чередованием нуклеотидов ДНК на и - РНК матрице

и заканчивается замыканием пептидных связей в молекуле белка. Происходит этот процесс в рибосомах с участием фермента пептид-полимеразы.

Состав нуклеотидных триплетов

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид		
	У	Ц	А	Г			
У	УУУ } УУЦ } Фен	УЦУ } УЦЦ } Сер УЦА } УЦГ }	УАУ } УАЦ } Гир	УГУ } УГЦ } Цис	У А Г		
	УУА } УУГ } Лей		УАА Охр УАГ Янт	УГА ? УГГ Три			
	Ц		ЦЦУ } ЦЦЦ } Лей ЦЦА } ЦЦГ }	ЦАУ } ЦАЦ } Гис		ЦГУ } ЦГЦ } Арг ЦГА } ЦГГ }	У Ц А Г
				ЦАА } ЦАГ } Глут			
А	АУУ } АУЦ } Илей АУА }	АЦУ } АЦЦ } Тре АЦА } АЦГ }	ААУ } ААЦ } Асп	АГУ } АГЦ } Сер	У Ц А Г		
	АУГ } Мет		ААА } ААГ } Лиз	АГА } АГГ } Арг			
	Г		ГЦУ } ГЦЦ } Ала ГЦА } ГЦГ }	ГАУ } ГАЦ } Асп		ГГУ } ГГЦ } Гли ГГА } ГГГ }	У Ц А Г
				ГАА } ГАГ } Глу			

Примечание. Охр и Янт – кодоны, которые, вероятно, определяют начало и конец синтеза полипептидной цепи. Названия им даны от названий соответствующих мутантов.

Рибосомы построены из белка и рибосомной - РНК (р-РНК). Функции р-РНК пока точно не выяснены. Предполагается, что неспаренные основания р-РНК участвуют в связывании т-РНК и и-РНК. Рибосомы связаны между собой в группы или агрегаты, называемые полисомами. На полисоме одновременно

синтезируются четыре полипептидные цепи одного и того же белка. Молекулярная скорость трансляции и транскрипции огромна - около 1000 триплетов и - РНК в одну минуту на одну рибосому.

В четвертом этапе линейная молекула полипептидной цепи приобретает объемную структуру. Под влиянием возникающих водородных связей полипептидная цепочка скручивается в спираль и белковая молекула принимает биологически активную конфигурацию.

Таким образом, наследственная информация, все признаки и свойства организма сохраняются в молекулярной структуре ДНК, а реализуется наследственность в процессе биосинтеза белка.

ВОПРОСЫ :

1. Какие разновидности белков существуют в природе?
2. Сколько аминокислот входят в состав белков?
3. Как располагаются аминокислоты в молекуле белка?
4. Что такое транскрипция и трансляция? Как они реализуются в биосинтезе белков?
5. Что является материальной основой генетического кода?
6. Сколько этапов в биосинтезе белка?
7. Как регулируется биосинтез белка?

ТЕМА 6. ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЯ

План: 1). Генетическая инженерия на уровне клеточном и на организменном уровне.

- 2). Генетическая инженерия в природе.
- 3). Искусственное получение рекомбинатов (химерных) молекул ДНК
- 4). Практические достижения и перспективы генетической инженерии и биотехнологии.

Литература: 3, 6, 12.

Молекулярная биология и генетика входят в эпоху активного и целенаправленного конструирования наследственности организма, создания искусственных форм. Это имеет неопределимое значение для медицины сельского хозяйства и промышленности.

Технология преобразования живых организмов названа генетической инженерией. Объектами для моделирования является вирусы, грибы, бактерии растения, животные и клетки человека.

История возникновения этой области связана с попытками изменить кариотипы клеток и особей путем скрещивания, изменения числа хромосом, искусственной мутацией. Ещё в 1934 г при помощи рентгеновского облучения были получены Н.П. Дубинином особи с измененными хромосомами по заданной модели (Дубинин Н.П. 1934). А затем эти работы были продолжены в исследованиях Е. Сирса (1956), когда при помощи рентгеновского облучения перенос участок хромосомы эгилоп-

са с геном устойчивости к ржавчине в хромосоме мягкой пшеницы. В результате получена форма мягкой пшеницы устойчивая к листовой ржавчине. В 1971 г. В.А.Струнников применил к шелкопряду перестройки на геном и хромосомных уровнях, добился транслокации между аутосомой и половой хромосомой.

Генетическая инженерия на уровне клеток, т.е. соматическая гибридизация была показана в 1960г. Ж.Барским, когда были объединены генетическая информация двух родительских клеток мышей. Позже, в 1965г Харрис обнаружил, что если в смесь клеток ввести частицы РНК – вирусы парагриппа типа Синдай, то происходит слияние клеток и последующее слияние друг с другом .

Это позволяет гибридизацию клеток далеких форм, как мышь x человек, раковая клетка человека x нормальная клетка.

При дальнейшем размножении происходит элиминация хромосом человека. Это помогает проследить исчезновение или сохранение определенных биохимических свойств мутантных клеток. Установить связь определенных генов с определенной хромосомой.

Получены гибриды между растительными клетками, благодаря слиянию их протопластов в результате обработки инактивированным вирусом (Синдай). Растительные модели отличаются от животных тем, что из слившихся двух клеток можно вырастить целое растение в пробирке, так называемые парасексуальные гибриды (самотические). Это открывает большие перспективы в деле получения новых межвидовых гибридов.

В первое слияние протопластов между овсом и кукурузой получено в 1970 году.

В пробирке успешно выращиваются клетки растений многих видов (табак,марковь, пшеница, ячмень, ели, женьшень). Так выращивать женьшень очень трудно. Для того, чтобы получить 50 гр. корня женьшеня нужно 50 лет, а на специально – созданных плантациях 6 лет, в пробирке всего 6-7 недель.

На организованном уровне генетической инженерии разрабатываются методы искусственного оплодотворения яйцеклеток мелких животных и человека в пробирке. Опытами перенесены ядро одной клетки в другую, обеспечено слияние в одно целое нескольких эмбрионов на разных стадиях дробить их на несколько частей и т.д.

Получены аллофенные мыши, особи содержащие разные ткани. Например из клеток бластулы черных и белых мышей получены полосатые аллофенные мыши.

Большие перспективы сулит пересадка ядер из соматических клеток высокопродуктивных животных в зрелые яйцеклетки, т.е. клонирование путем пересадки ядер.

Для генетической инженерии на уровне соматических клеток имеет значение введение в клетку отдельных хромосом из других клеток. Эти хромосомы могут проникнуть в чежеродную клетку и их гены могут функционировать. Так, например из 1 млн.клеток в одном случае хромосома хомячка проникает в клетки мыши и обеспечивает синтез фермента.

Инженерия на клеточном и организменном уровнях реконструирует целые геномы, участки или целые хромосомы. Это ограничивает целенаправленное изменение наследственных свойств клеток и организмов. Целью генетической инженерии является создание рекомбинантных ДНК, придавать организму новые, полезные для человека свойства. Такие процессы широко распространены в природе. Вирусы, фаги, бактерии способны передавать свой генетический материал другим организмам. Например: возьмем два микроорганизма, отличающихся друг от друга способностью вырабатывать болезнетворный токсин. Применяем хозяев-обладателей этими генами, т.е. заменим здоровый ген в клетке больным и наоборот. Гены придадут новым хозяевам свои свойства. Такие процессы происходят в природе постоянно.

Термин генетическая инженерия появилась в 1970г., а генетическая инженерия как самостоятельная дисциплина возникла в декабре 1972 г., когда ученые Джексон, Симонс и Берг из Ситенфорского Университета в первые получили рекомбинантную молекулу ДНК. Эта гибридная молекула состояла из фрагментов ДНК обезьяньего вируса и ДНК бактерии кишечной палочки.

Существующие в природе процессы подобные генетической инженерии осуществляют рекомбинацию родственных ДНК. Эти рекомбинации получаются сравнительно легко. Задачей генетической инженерии является рекомбинация неродственных ДНК, взятых от неродственных видов. Однако в природе этот процесс не наблюдали. Если чужеродная ДНК попадает в бактериальную клетку то она тут же разрушается ферментами хозяйственной клетки, при этом молекула ДНК разрезается при помощи фермента рестриктазы.

Для того, чтобы искусственным путем ввести в организм новый ген или группу генов для трансгеноза которые могли бы там работать и производить белки сначала надо получить «чистые гены». Существует несколько способов получения «чистых» генов.

Химико-ферментативный способ синтеза генов применяется для получения коротких участков ДНК. Для получения сложных генов этот

метод не совсем пригоден, кропотлив. Ученые нашли более простой способ выделения нужных генов. Выяснилось, что гены можно синтезировать используя в качестве матрицы М-РНК. Раньше считали, что нить ДНК может быть синтезировано только на нити ДНК при помощи фермента полимеразы.

Однако оказалось, что некоторые опухолевые вирусы могут синтезировать ДНК, используя в качестве матрицы М-РНК. При помощи фермента – обратная транскриптаза. Автором этого открытия является Г.Темин (1972 г, лауреат Нобелевской премии).

Вторым более распространенным способом получения «чистого» гена является выделение его прямо из ДНК с помощью двух операций «разрезания» и «сшивания», где роль ножниц и иглолок выполняют особые белки- ферменты, которые являются биологическими катализаторами различных процессов и реакций в клетке. Широко в генетической инженерии используется в качестве «ножниц» - рестриктазы их около 400, а в качестве «иглолки» для соединения – лигазы. При этом рестриктазы делают разрез молекулы ДНК в строго определенном месте

Она узнает определенную последовательность нуклеотидов, и прикрепляясь к ней, по одному одонитевому надрезу с обеих сторон, тогда двойная нить разрывается на два отрезка с одонитевыми «липками» комплементарными концами. При помощи ферментов можно перекраивать гены по усмотрению исследователя: удлинять, укорачивать, разрезать в нужном месте, выделять молекулу ДНК.

Кроме этого найдены бактериофаги и другие генетические структуры, которые не имеют строго определенной локализации, способны внедрять во многие места хромосомы и высвобождаться из нее, захватывая части с их помощью может быть выделены любой ген.

Эти структуры названы – транспозонами. Транспозоны могут переносить гены с одного участка хромосомы в другой.

Для получения молекулы ДНК берется плазмидная и чужеродная ДНК и обе они обрабатывается ферментом рестриктазой. В молекуле плазмид образуются разрывы при этом кольцевая молекула превращается в линейную. Рестриктаза разрезает также чужеродную ДНК. Оба разрезанных ДНК смешиваются и обрабатываются лигазой, что способствует соединению двух ДНК и образуется рекомбинантная плазида (рекомбинантная ДНК). Вся смесь молекул ДНК вводится в бактериальную клетку (напр.Е.Коли), затем эти клетки помещают на твердую питательную среду с антибиотиками ампицилином и тетрациклином и на среду только с ампицилином. Этот посев производят с целью отбора гибридных ДНК основываясь на этом, что гибридные молекулы будут расти в среде с ампицилином, но не будут расти на среде с двумя

антибиотиками, т.е. ген тетрациклиновой устойчивости в плазмиде поврежден вставкой. Затем химерные ДНК размножаются.

Векторами могут быть плазмиды, бактериофаги и транспозоны. В опытах по переносу генов в животные клетки используют вирусы растений или плазмиды фитопатогенных бактерий, вызывающих опухоль у растений, ДНК которых способны встраиваться в ДНК растительных клеток. Как выше говорилось, плазмиды широко распространены среди бактерий.

Плаزمида обычно состоит из 3-10 тыс нуклеотидов. Плазмиды могут размножаться до 1000-3000 при действии на клетку антибиотиком хлорамфениколом. Это очень важный момент, который позволяет получить вставленный в плазмиду чужеродный ген в больших количествах. В плазмиду можно вставлять фрагменты чужеродной ДНК размером не более 10-15 тыс. нуклеотидов.

Основным достижением генетической инженерии является размножение больших количеств генов в бактериальной клетке, что имеет непосредственное значение для промышленности при получении ферментов лекарств и других продуктов. Бойер в 1977г синтезирует инсулин человека и гормон роста – соматотропин, который применяется при замедлении роста у детей. Получение человеческого гормона весьма трудно, трудности преодолены благодаря тому, что он будет синтезироваться кишечной палочкой и стоимость гормона может быть уменьшена в 100 раз.

Широко развивается ферментная промышленность, ферменты необходимы в животноводстве для увеличения их привеса, а введение их больному устраняет закупорку кровеносных сосудов тромбами, обработка мяса ферментами улучшает вкусовые качества, стиральные порошки улучшаются от добавки к ним ферментов, улучшает качество теста и хлеба. Синтез ферментов достигается многократным копированием рекомбинантной плазмиды в клетке. Разработана технология синтеза белков для животноводства углеводородах нефти под руководством русского академика Г.К.Скрябина.

Уже есть в природе вакцины, созданные генной инженерией против ящура. Испытывается вакцина против гепатита В. Благодаря методам генетической инженерии решается проблема биологической фиксации атмосферного азота. Известно, что человек и животные получают азот с животной и растительной пищей главным образом в форме аминокислот (азотистое основание). А большинство растений извлекают азот из почвы по этому для получения высоких урожаев необходимо внести азотистые удобрения.

В мире мало азотосодержащих минералов, поэтому получают азот из воздуха для удобрений. Использовать азот из воздуха могут только микроорганизмы, если растения хорошо растут на бедных азотом почвах, значит они состоят в симбиозе с азотофиксирующими бактериями. Растения доставляет микробам пищу, а взамен – азот. Такими растениями являются бобовые, а из древесных только альфа и некоторые кустарники.

Методами генной инженерии хотят в хромосому возделываемой культуры ввести ген бактерии солмонеллы, который обеспечивает синтез нужного фермента, т.е. ген бактерии невосприимчив к гербициду. Ген бактерии соломонеллы уже введен в геном петеуньи и табака и эти растения стали устойчивыми к тотальным гербицидам. Кроме этого, благодаря специалистам генной инженерии выведены безвредные для растений бактерии обитающие в корнях и порождающие насекомых вредителей или ген диких предков томатов введен в сорта которые приобрели устойчивость к вирусным инфекциям.

Достижения и перспективы генной инженерии жизненно важны еще в том плане, что они решают проблему биосферы и человека. Созданием растений, которые позволяет резко сократить применение удобрений и ядохимикатов генетики вносят неоценимый вклад в борьбу за чистоту биосферы.

Для медицины достижения генной инженерии имеют большое значение. Известны около 1000 разных наследственных заболеваний, связанных с нарушением обмена веществ, из них в 100 случаях установлены какие ферменты, гормоны или др. белки затронуты мутацией. По данным Всемирной организации здравоохранения, сейчас более 10% рождаются дети с генетическими дефектами. Генотерапия может сделать человека здоровым, когда смогут ввести в клетки человека нормальный ген для восстановления недостающей функции.

Таким образом, генетическая инженерия успешно развивается и приносит пользу человечеству. Однако ряд ученых работающих в этой области выразили опасения по поводу возможного риска.

Действительно, если случайно в природную среду попадут сконструированные в лабораториях бактерии, содержащие гены злокачественных новообразований, то возможно непоправимое. Бактерии могут распространиться и передать свойства болезнетворным и тогда трудно будет вылечить инфекционные болезни.

ВОПРОСЫ;

1. Что такое генетическая инженерия?
2. Что такое биотехнология?
3. Что такое плазмиды?

4. Что такое генетическая трансформация?
5. Что такое трансдукция?
6. Что такое вектор?
7. Каковы практические достижения и перспективы генетической инженерии и биотехнологии?

ТЕМА № 7. ВНУТРИВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ.

- План .**
- 1). Методика примененная Г.Менделем.
 - 2). Явление доминирования.
 - 3). Расщипления гибридов второго поколения.
 - 4) Закономерности наследования при внутривидовой гибридизации и их значения в селекции.

Литература: 1, 3, 14, 15.

Основные закономерности наследования впервые были разработаны Грегором Менделем. Как известно, любой организм обладает многими наследственными признаками. Наследование каждого из них Г. Мендель предложил изучать независимо от того, как наследуются другие. Метод с помощью которого Мендель изучал наследственность у гороха, заключается в следующем.

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

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

3). Проводился точный количественный учёт растений по каждой паре изучаемых признаков, в каждом скрещивании произвоился анализ потомства в последовательном ряду поколений.

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

В результате скрещивания растений или животных, имеющих по тем или иным признаком наследственные различия, получают гибридные организмы, или гибриды. Скрещивания, в которых родительские формы отличаются по одной паре признаков, называется **мно-**

гогибридными, при различии по двум парам признаков- **дигибридными**, а если число признаков больше - **полигибридными**. Успешное применение метода генетического анализа позволило Менделю сформировать ряд важнейших закономерностей и правил, которым подчиняется наследование признаков и свойств всех организмов при внутривидовой гибридизации.

Родительские формы обозначают буквой Р (от лат. Parents – родители), женский пол - знаком ♀, мужской - ♂, скрещивание - Х, гибридные поколения - буквой F (от лат. Filialis – сыновий поколения - буквой F (от лат. Filialis – сыновий) с соответствующими цифрами индексами (F₁- первое, F₂ – второе, F₃ - третье поколение, F_v - возвратные скрещивание и т.д.).

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

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

Признак, проявляющийся у гибридов первого поколения, в данном случае красная окраска цветков, Г.Мендель назвал доминантным (от лат.dominans – господствующий, подовляющий) а не проявляющийся, в данном опыте белая окраска цветков, рецессивным (от лат.recessus – отступающий, подавляемый).

Подавление у гибридных организмов одних признаков другими получило в генетике название доминирования. Но при скрещивании крупнолистного сорта гороха с мелколистным гибриды первого поколения имели листья средней величины. Следовательно, доминирование в данном случае было неполным, и наследование по этим признакам носило промежуточный характер. В дальнейшем выяснилось, что неполное доминирование и промежуточное наследование при скрещивании различных организмов наблюдается довольно часто.

Очень хорошо явление неполного доминирования проявляется у львиного зева (*Antirrhinum majus*) и ночной красавицы (*Mirabilis*

jalapa). У них гибриды от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми имеют промежуточную розовую окраску.

Большое число наблюдений и специально поставленных опытов показывает, что доминирование - сложное явление. Оно может видоизменяться под влиянием внешних условий, возраста, пола, особенностей самого организма а также других наследственных факторов.

Все семена гибридов первого поколения Г.Мендель собирал и высевал для размножения. В выращенном из них втором гибридном поколении уже не наблюдалось единообразия: часть растений имела один, часть- другой признак данной пары. Подсчёты показали, что на три красноцветковых растений приходилось одно белоцветковое. Это отношения не представляла исключения. Оно наблюдалось по всем другим парам признаков, участвующих в скрещивании. Закономерность в распределении доминантных и рецессивных признаков у гибридов второго поколения в кратком отношении 3:1 Г. Мендель назвал правилом расщипления.

Для объяснения сущности явлений единообразия гибридов первого поколения и расщипления признаков у гибридов второго поколения Г.Мендель предложил гипотезу чистоты гамет, по которой развитие любого признака организма определяется, соответствующим ему наследственным фактором (в современном понимании - геном).

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

Гибридные растения первого поколения развивается в результате слияния гамет с доминантным геном от красноцветковой формы и с рецессивным геном а от белоцветковой. Поэтому они одновременно имеют и ген красной и ген белой окраски цветков. Так как ген красной окраски доминирует над геном белой, то все гибриды первого поколения оказываются красноцветковыми.

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

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

Было установлено, что гены одной пары признаков находятся в одинаковых точках гомологичных хромосом. Такие гены получили название аллельных. Аллельность одно из важнейших понятие в генетике оно имеет такое же значение, как понятие валентности в химии. Высказанная Г. Менделем гипотеза чистоты гамет не только не потеряло с течением времени своего значения, но стала одним из важнейших законов генетики.

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

Родительские формы P	♀ AA	x	♂ aa	
	красноцветковые		белоцветковые	
Гаметы	A		a	
Первое поколения F ₁	Aa			
	красноцветковые			
Гаметы	A, a			
Второе поколения F ₂	AA	Aa	Aa	aa
	красноцветковые			белоцветковые

Красная окраска цветков доминирует над белой, поэтому в F₂ происходит расщепление в отношении: 3 красноцветковых : 1 белоцветковые. Белоцветковые растения F₂ при дальнейшем размножении будут только белоцветковое потомство.

Во время мейоза у гибридного растения F₁ материнские хромосомы, несущие доминантный ген, и отцовские хромосомы, несущие рецессивный ген расходятся в дочерные клетки независимо друг от друга, и поэтому при случайном соединении гамет во время оплодотворения образуется три типа зигот.

Организмы, содержащие в соматических клетках два доминантных или два рецессивных гена данной аллельной пары (AA или aa), называются гомозиготными (от греч. Nomos - одинаковый и зигота), а организмы содержащие разные гены данной аллельной пары, гетерозиготными. (от греч. geteros - различный и зиготы). Го-

мозиготные особи при размножении не дают расщепления в последующих поколениях, гетерозиготные формы продолжают расщепляться.

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

AA	Aa	aa
красноцветковые:	розовоцветковые:	белоцветковые
1	2	1

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

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

Взаимными, или реципрокными (от лат. *reciprocus* - взаимный) называют скрещивания между двумя родительскими формами AA и aa , в одной из которых AA является материнской формой, а в другой отцовской. Формула реципрокных скрещиваний: ♀ AA x ♂ aa и ♀ aa x ♂ AA . В данном примере и в том и в другом случае гибриды F_1 имеют красную окраску цветков. Аналогичные результаты получаются в подавляющем числе случаев у различных организмов. Однако при скрещивании некоторых сортов ячменя отмечаются склонность гибридов F_1 уклоняться в сторону материнского сорта по крупности зерна, энергии прорастания семян и активности α -амилазы.

Большие различия у реципрокных гибридов часто наблюдаются при отдаленной гибридизации. Они касаются степени завязывания семян и многих других особенностей и признаков.

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

скрещивания, когда какое - либо растение гибридного поколения скрещивают с рецессивной гомозиготой по этому гену исходной родительской формой.

Скрещивания между гибридной особью и одной из родительских форм называют возвратными, или насыщающими, скрещиваниями (беккроссами). Например, если гибрид Аа получил от скрещивания АА х аа, то скрещивания типа Аа х АА или Аа х аа будут возвратными. Такие скрещивания применяют, когда хотят усилить в гибриде проявление признаков какой - либо родительской формы.

Таким образом, открытый Менделем метод анализа наследования отдельных пар признаков при моногибридном скрещивании позволил установить следующие закономерности:

- 1). Признаки определяются конкретными наследственными задатками - генами.
- 2). При скрещивании в первом поколении наблюдается явление доминирования.
- 3) В потомстве гибрида (F_2) наблюдается расщепление в определенном количественном отношении. Это открытие явилось замечательным обоснованием учения Ч.Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора. Оно позволило объяснить механизм, с помощью которого приспособительные свойства организмов не поглощаются скрещиванием, а сохраняются и могут накапливаться в поколениях под действием естественного отбора.

ВОПРОСЫ :

1. Методика примененная Г.Менделем, чем отличается от предыдущих?
2. Что такое моно, ди и полигибридное скрещивание?
3. Как определяется характер проявления доминирования и неполное доминирование?
4. При моногибридном скрещивании во втором поколении в каком соотношении идёт расщепления признаков?
5. Что такое реципрокное и возвратное скрещивание?
6. Каково селекционное значение отпрыгты. Менделем законов наследование признаков?

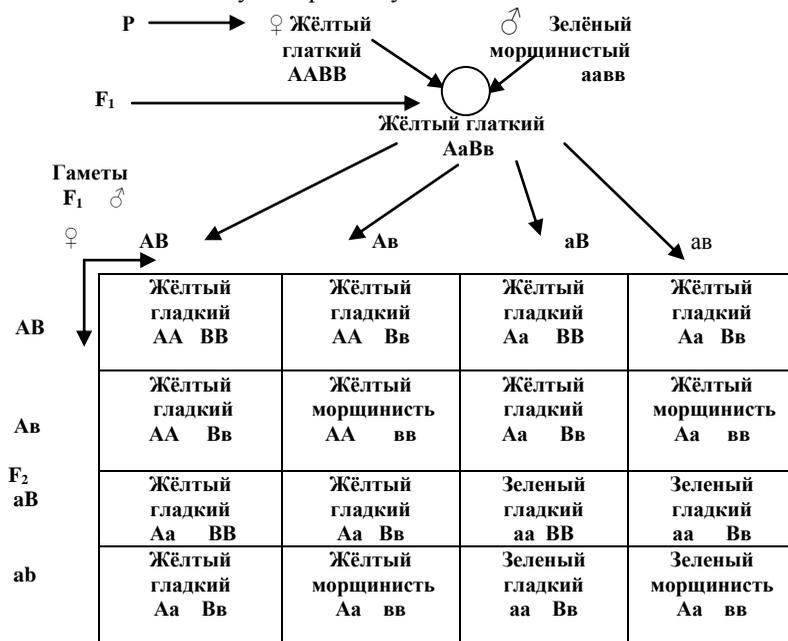
ТЕМА № 8. ДИГИБРИДНОЕ И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЯ

План:

- 1). Дигибридное скрещивание и правило независимого комбинирования генов.
- 2). Статическая оценка результатов расщепления.
- 3). Анализ полигибридного скрещивания на примере тригибридного скрещивания.
- 4). Расщепления признаков во втором поколении.
- 5). Третий закон Г.Менделя и его сущность.

Литература: 3, 5, 14, 15.

Проводя дигибридные скрещивание гороха, Г. Мендель установил одну важную закономерность наследования, получившую название независимого комбинирования генов. Он скрещивал горох, имеющий желтые круглые семена, –ААВВ с горохом, у которого семена были зелеными и морщинистыми –аавв. Все гибридное растения первого поколения сохраняли единообразие: они имели желтые и круглые семена –АаВв. Во втором поколении расщепления носило более сложный характер, чем при моногибридном скрещивании : из общего количества (556) полученных семян 315 были желтые круглые, 101 –желтые морщинистые, 108 –зеленые круглые и 32 - зеленые морщинистые. Эти цифры почти точно соответствуют кратному отношению 9 : 3 : 3 : 1.



Сущность явлений при дигибридном скрещивании заключается в следующем. В зиготу, из которой развивается гибридное растение F₁ включается четыре гена : желтой окраски (А) и округлой формы семян (В) от одной родительской формы и зеленой окраски (а) и морщинистой форма семян (в) от другой. Такое растение будет дважды, или дигетерозиготным. Все возможные сочетания указанных генов дадут у него четыре типа яйцеклеток и спермиев АВ, Ав, аВ, ав.

Для расчета сочетания разных типов гамет и определения результатов расщепления обычно пользуются так называемой решеткой или таблицей Пеннета, названный по имени предложившего этот прием английского генетика.

Анализ данных, полученных при расщеплении гибридов F_2 в дигибридном скрещивании, дает следующие результаты.

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

2). Распределение тех же гибридов по генотипу дает девять классов в отношении : 4 АаВв : 2 ААвв : 2 АаВВ : 2 Аавв : 2 ааВв : 1ААВВ : 1 Аавв : 1 ааВВ : 1 аавв.

3). Гены каждой аллельной пары (А-а и В-в) распределяются, как и при моногибридном скрещивании, 1:2:1 (4АА : 8Аа : 4 аа и 4ВВ : 8 Вв : 4вв).

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

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

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

Правильность своих выводов о независимом комбинировании генов при дигибридном скрещивании Г.Мендель проверил путем анализирующего скрещивания гибридных растений F_1 имевших генотип АаВв с отцовским растением - гомозиготной рецессивной формой по обоим парам генов (аавв). В результате такого скрещивания Аавв \times аавв получилось четыре типа форм: АаВв (желтые круглые), Аавв (желтые морщинистые), ааВв (зеленые круглые) и аа вв (зеленые морщинистые).

В каждой из этих групп было одинаковое число особей. Так как во всех четырех скрещиваниях от отцовского сорта передавались одинаковые гаметы – ав, то равное число особей во всех четырех группах анализирующего скрещивания является результатом того, что гибриды F_1 (АаВв) отрадовали яйцеклетки АВ, Ав, аВ, и ав в равных количествах, а это возможно только на основе независимого комбинирования генов.

Независимое комбинирование генов и основанное на нем расщепление в F_2 в отношении 9:3:3:1 установлено для большого числа животных и растений.

Следует иметь в виду, что расщепление F_2 при дигибридном скрещивании в отношении 9:3:3:1 наблюдается только при полном доминировании по обоим парам аллельных генов. При неполном доминировании или доминировании по одному признаку гетерозиготные особи будут отличаться от гомозиготных и число фенотипических классов в F_2 увеличится. Из всего сказанного о поведении хромосом и находящихся в них генов вытекают следующие положения.

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

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

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

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

Полигибридные скрещивания. Скрещивание особей, различающихся по трем и более парам аллельных признаков, называются полигибридными. Если скрестить растение гороха, имеющее круглые желтые семена и красные цветки, с растением, у которого морщинистые зеленые семена и белые цветки, то в F_1 в соответствии с явлением доминирования все гибриды будут похожи на материнское растение, а в F_2 произойдет сложное расщепление. Обозначим гены определяющие форму семян, - А-а, цвет семенной кожуры- В - в, окраску цветков - С - с. Тогда генотип одного растения будет иметь формулу ААВВСС, другого - ааввсс, а генотип гибридов F_1 - АаВвСс. Эти гибридные растения образуют восемь типов гамет: АВС, АВс, АвС, Авс, аВС, авС, аВс, авс.

При случайном сочетании в результате самоопыления восьми типов яйцеклеток с восемью типами спермиев в F_2 получится 64 комбинации зигот.

Расщепление по фенотипу в отношении 27: 9: 9: 9 : 3 : 3 : 3 : 1 является закономерным следствием независимого распределения генов при тригибридном скрещивании.

Числовые отношения распределения классов по фенотипу и генотипу в этом тригибридном скрещивании могут быть получены как произведения числовых отношений по каждой из аллельных пар. Так произведение $(3A : 1 a) \times (3B : 1 b) \times (3C : 1 c)$ дает ряд, состоящий из восьми фенотипов : 27 (А-В-С) : 9 (А-в-с) : 9 (А-В-с) : 9 (а-в-С) : 3 (А-в-С) : 3 (а-В-с) : 3 (а-В-С) : 1 (а-в-с).

Точно так же произведение $(A: 2Aa : a) \times (B: 2Bb : b) \times (C: 2Cc : c)$ даст ряд, состоящий из 27 генотипов.

Числовые отношения, установленные Г. Менделем при образовании гамет, и распределение классов по фенотипу и генотипу являются следствием случайного распределения равновероятных сочетаний.

Иначе говоря, число фенотипических классов в F_2 может быть выражено формулой 2^n , где основание 2 указывает на парность (аллельность) двух аллелей одного гена, находящихся в одной паре гомологичных хромосом, а степень n – число генов в негомологичных хромосомах, по которым различаются скрещиваемые родительские формы. Поэтому при моногибридном скрещивании число классов расщепления по фенотипу

$2^1 = 2$, при дигибридном $2^2 = 4$, тригибридном $2^3 = 8$ и т.д.

Таким же образом можно считать число типов гамет, образующихся у любого гибрида первого поколения, и число комбинаций гамет, дающих различные генотипы в F_2 :

у моногибрида $\frac{A}{a}$ образуется два типа гамет, или 2^1 ; а

у дигибрида $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ – четыре, или 2^2 ; у тригибрида – 2^3 или восемь, ти-

пов гамет и т. д. Следовательно, число различных типов гамет, образуемых гибридом F_1 , также может быть выражено формулой 2^n , где n – число генов, по которым различаются скрещиваемые формы. Так как при моногибридном скрещивании у гибрида F_1 образуются два типа женских и мужских гамет, то очевидно, что при этом возможно образование 4 комбинаций в отношении:

$$1) \frac{A}{A}; \quad 2) \frac{A}{a}; \quad 1) \frac{a}{a}, \quad \text{т.е. } 4^1$$

При дигибридном скрещивании таких сочетаний будет $4^2 = 16$, при тригибридном $4^3 = 64$ и т. д., т.е. число возможных комбинаций гамет выражается формулой 4^n , где основание 4 отражает число возможных комбинаций мужских и женских гамет в моногибридном скрещивании, n – число пар генов.

Число генотипических классов в потомстве моногибрида составляет 3, при дигибридном скрещивании в F_2 генотипических классов 9, или 3^2 , при тригибридом – 3^3 и т.д. И так, число генотипических классов можно определить по формуле 3^n , где n – число генов. Таким образом, зная число генов при полигибридном скрещивании, можно рассчитать число типов гамет, образующихся у гибрида F_1 , число их сочетаний при

оплодотворении, а также число фенотипических и генотипических классов. Формула этих расчетов представлены ниже.

Количественные закономерности образования гамет и расщепления гибридов при различных типах скрещивания.

Закономерное расщепление при полигибридном скрещивании осуществляется при соблюдении всех условий, о которых шла речь при анализе моногибридного скрещивания.

Учитываемое явление	Тип скрещивания		
	моногибридное	дигибридное	полигибрид-ное
Число типов гамет, образуемых гибридом F ₁	2	2 ²	2 ⁿ
Число комбинаций гамет при образовании F ₂	4	4 ²	4 ⁿ
Число фенотипов F ₂	2	2 ²	2 ⁿ
Число фенотипов F ₂	3	3 ²	3 ⁿ
Расщепление по фенотипу в F ₂	3+1	(3+1) ²	(3+1) ⁿ
Расщепление по генотипу в F ₂	1+2+1	(1+2+1) ²	(1+2+1) ⁿ

ВОПРОСЫ.

1. Что такое дигибридное скрещивания. Какие закономерности наблюдаются при дигибридном скрещивание?
2. Сколько классов по фенотипу и генотипу образуется в F₂?
3. Почему расщепления признаков происходит во втором поколении?
4. Сколько классов по фенотипу образуется при тригибридном скрещивании?
5. При тригибридном скрещивание сколько классов образуется по генотипу?
6. Дайте определение третьему закону Г. Менделя.
7. Можно ли по формуле определять число и комбинации, число фенотипов и генотипов, а также расщепление их?
- 8.

ТЕМА № 9. ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ. КОМПЛЕМЕНТАРНОСТЬ И ЭПИСТАЗ.

- План :**
- 1). Виды взаимодействия генов.
 - 2). Комплементарность.
 - 3). Эпистаз
 - 4). Действие генов - модификаторов.

Литература: 1, 3, 14, 15.

Правильность установленных Г.Менделем закономерностей наследственности была подтверждена после 1900 г. в много чис-

ленных опытах по изучению наследования различных признаков как у растений, так и у животных. В то же время выяснилось, что полученные Г. Менделем определенные числовые отношения при расщеплении в потомстве гибридов были верными во всех тех случаях, когда каждый ген определял развитие одного наследственного признака. Например, у гороха один ген определяет образование круглой формы семян, другой морщинистой.

Но было накоплено много фактов, указывающих на то что взаимоотношения между генами и признаками, которые они определяют, носят более сложный и многообразный характер. Выяснилось, что во первых, один и тот же ген может оказывать влияние на несколько различных признаков и, во вторых, происходит взаимодействие генов, когда один и тот же наследственный признак развивается под влиянием многих из них.

Таким образом, фенотипическое выражение большинства признаков и свойств организма определяется в онтогенезе взаимодействием многих генов. Это отражается и на характер расщепления гибридов различных скрещиваний, особенно если родительские формы различаются по нескольким признакам.

Аллельные взаимодействия генов происходят когда взаимодействует два гена одной аллельной пары. При этом гены одного аллеля могут полностью доминировать и доминировать неполное проявление рецессивного гена. Эти явления мы рассмотрели когда жёлтая окраска семян гороха полностью доминирует над зелёной окраской и при скрещивании красноцветных и белоцветковых растений ночной красавицы проявляется у гибридов F_1 розовая окраска цветков.

Взаимодействий неаллельных генов проявляется в четырех основных формах: комплементарности, эпистаза, полимерии и модифицирующего действия генов.

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

При этом в потомстве дигетерозиготы может наблюдаться необычное расщепление - 9: 3: 4; 9:7; 9: 6: 1; 13: 3; 12: 3: 1; 15:1.

Известны случаи взаимодействия трех и большего числа генов с изменениям обычных формул расщепления. Рассмотрим кратко каждый из этих типов.

Комплементарными или дополнительными называют такие доминантные гены, которые при совместном нахождении в генотипе (А-

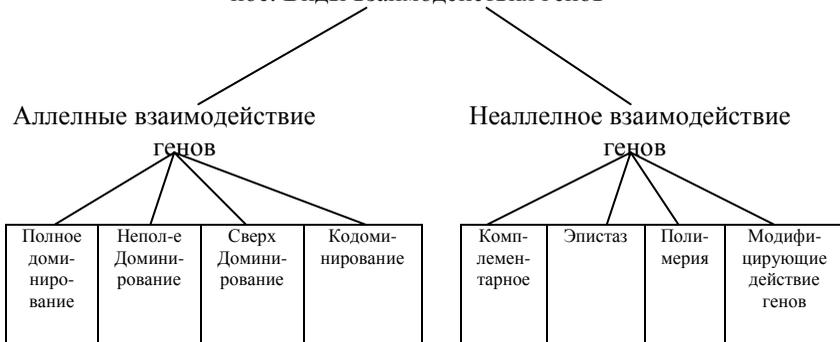
В-) обуславливают развитие нового признака по сравнению с действием каждого гена в отдельности (А- вв или аа -В).

Явление комплементарного действия очень широко распространено в природе и часто наблюдается в селекционной практике. Оно может давать численные отношения 9: 3: 3: 1 (наследование окраски глаз), 9: 7 (наследование содержания цианида у белого клевера), 9: 3: 4 (наследование окраски масти у кроликов), 9: 6: 1 (наследование формы плода у тыквы).

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

Известны два вида взаимодействия генов: аллельное и неаллельное.

Виды взаимодействия генов



Например, генотип дикого предка АаВв в процессе мутаций, естественного отбора и селекции мог быть разложен на генотипы ААавв и ааВВ. При скрещивании особей с такими генотипами происходит возврат к исходному генотипу, воссоединяются комплементарные факторы, в результате чего возникает примитивная возвратная окраска.

Так, у дрозофилы встречается коричневая и ярко-красная окраска глаз. Обе эти окраски рецессивны к красной окраске (дикий тип). При скрещивании мух с коричневыми и ярко-красными глазами гибриды F₁ оказываются красноглазыми, а в F₂ наблюдается расщеп-

ление на 4 фенотипических класса в отношении 9/16 красные; 3/16 ярко-красные; 3/16 коричневые; 1/16 белые.

Иногда при скрещивании двух растений белого клевера с низким содержанием цианида гибриды F_1 имеют много цианида, а в F_2 расщепление оказывается близким к отношению 9/16 с высоким содержанием цианида и 7/16 – с низким. Подобный тип взаимодействия генов, дающий в F_2 расщепление 9: 7, найден у многих растений, животных и человека. Так например, наследуется пурпурная и белая окраска цветка у душистого горошка, желтая и белая окраска коконов у шелкопряда, нормальный слух и глухоты у человека и т. д. При скрещивании черных кроликов с белыми все гибриды оказывается агуты, а в F_2 наблюдается расщепление в отношении 9/16 агуты: 3/16 черных: 4/16 белых. Подобный тип наследования широко распространен в природе. Например, у ржи скрещивание белозерных растений с желтозерными дает в F_1 только зеленую окраску зерна, а в F_2 расщепление в отношении 9 зеленых: 3 желтых : 4 белых. Аналогично наследуется белая, красная и галая масти у крупного рогатого скота и т.п.

В ряде случаев комплементарные гены, способные к самостоятельному проявлению, при отсутствии дополнительного гена могут давать каждый в отдельности сходный фенотипический эффект. Так, у тыквы имеются сорта с разной формой плода; сферической, дисковидной и удлиненной. Сферическая форма плода является рецессивной по отношению к дисковидной. От скрещивания растений с плодами сферической формы, но имеющих разное происхождение, получают гибридные растения, дающие дисковидные плоды. В потомстве у этих растений в F_2 появляются три фенотипических класса в отношении : 9/16 с дисковидными плодами, 6/16 – со сферическими и 1/16 – удлиненную форму плодов. Но существует взаимодействие, при котором один ген подавляет действие другого, например $A > B$ или $B > A$, а $> B$ или $> B$ и т. д. Такое явление называется эпистазом. Гены подавляющие действие других генов, называется супрессорами или ингибиторами. Они быть как доминантными, так и рецессивными. Гены супрессоры известны у животных, растений и микроорганизмов. Обычно они обозначаются G или S . Эпистаз принято делить на два типа : доминантный и рецессивный. Под доминантным эпистазом понимают подавление одним доминантным геном действие другого гена. Из многих примеров доминантного эпистаза приведем лишь некоторые. Так, у льна наряду с формами, имеющими нормальные лепестки, встречаются растения с гофрированными лепестками. При скрещивании двух форм с нормальными лепестками, имеющих разное происхождение, в F_1 все гибриды имеют нормальные лепестки, а в F_2 получается расщепление:

13/16 растений с нормальными лепестками и 3/16 – с гофрированными. Таким образом, подавление действия доминантного гена гофрированности лепестков доминантной аллелью другого гена (подавителя) обуславливает в F_2 расщепление по фенотипу в отношении 13: 3.

Этот тип взаимодействия широко распространен в природе и наблюдается в наследовании окрашенности и неокрашенности зерен у кукурузы и оперения у кур и т.п. Доминантный эпистаз может давать и другое расщепление в F_2 по фенотипу, а именно 12: 3: 1. В этом случае, в отличие геном, имеет специфический фенотип. Например, некоторые собаки (*Canis familiaris*) с белой окраской шерсти при скрещивании с собаками, имеющими коричневую окраску, дают в F_1 щенков с белой окраской, а в F_2 расщепление на 12/16 белых, 3/16 черных и 1/16 коричневых.

У хлопка (*Gossypium*) по окраске волокон в F_2 наблюдается расщепление на 12 коричневых : 3 зеленых; 1 белую. Однако анализ коричневых волокон в ультрафиолетовых лучах позволяет выделить два типа коробочек у которых 3, имеющих волокна только с коричневым пигментом, и 9 – с коричневым и зеленым. У растений последнего типа зеленая окраска оптически не видна, так как коричневый пигмент ее как бы подавляет т. е является ингибитором.

Под рецессивным эпистазом понимают такой тип взаимодействия, когда рецессивная аллель одного гена, будучи в гомозиготном состоянии, не дает возможности проявиться доминантной или рецессивной аллели другого гены: $aa > B$ – или $aa > bb$.

Расщепление 9: 3: 4 приводилось как пример комплементарного взаимодействия генов. Но эти же случаи можно рассматривать и как рецессивный эпистаз. При скрещивании черных кроликов ($Aabb$) с белыми ($aaBB$) 9/16 крольчат оказываются агути ($A- B-$), 3/16 черных ($A- bb$) и 4/16 белых ($aaB-$ и $aa bb$). Эти результаты можно объяснить, предположив, что имеет место рецессивный эпистаз типа $aa > B$ – и $aa > bb$. При этом кролики генотипа $aaB-$ и $aa bb$ оказываются белыми потому, что ген a в гомозиготном состоянии, блокируя образование пигмента, препятствует тем самым проявлению гена – распределителя пигмента B и гена черной окраски b .

Кроме описанных случаев одинарного рецессивного эпистаза, существует и такие, когда рецессивная аллель каждого гена в гомозиготном состоянии одновременно реципрокно подавляет действие доминантной аллели комплементарно гена, т.е. aa эпистатирует над B_1 – bb над A -. Такое взаимодействие двух рецессивных подавителей называют двойным рецессивным эпистазом. В дигибридном скрещивании

расщепление по фенотипу – 9:7, как и в случае комплементарного взаимодействия генов.

Следовательно, одно и то же расщепление можно трактовать как результат и комплементарного взаимодействия, и эпистаз. При изучении явления взаимодействия были открыты гены основного действия, т.е. такие, которые определяют развитие признака или свойства, например выработку пигментов, форму цветка и т.п., и такие которые сами по себе неопределяют какую-либо качественную реакцию или признак, а лишь усиливают или ослабляют проявление действия основного гена.

Это гены – модификаторы, а их действие – модифицирующее. Одни из генов-модификаторов могут усиливать эффект основного гена, другие ослаблять. Например, у крупного рогатого скота печая окраска шерстного покрова определяется рецессивным геном и двумя модификаторами, ослабляющими или усиливающими эффект основного гена печости.

Любые гены в организме в одно и то же время могут быть генами главного действия по одним признакам и генами модификаторами по другим.

ВОПРОСЫ.

1. Назовите основные формы взаимодействия неаллельных генов
2. Приведите примеры комплементарности и эпистаза генов.
3. Расскажите о действии на организм генов – модификаторов и о наследовании признаков при новообразованиях.

ТЕМА № 10. ПОЛИМЕРНОЕ И ПЛЕЙОТРОПНОЕ ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ.

- План.**
- 1). Полимерное взаимодействие генов.
 - 2). Полимерные гены и количественные признаки.
 - 3). Плеiotропное действие генов.
 - 4). Изучение закономерностей полимерного и плеiotропного действия генов и их значение.

Литература: 1, 3, 14, 15.

Рассмотренные до сих пор типы взаимодействия генов относились к альтернативным, т.е. качественно различающимся, признаком.

Такие свойства организмов, как, например: темп роста и вес животного, длина стебля растения и т.п. нельзя разложить на четкие фенотипические классы; их необходимо измерять, взвешивать, подсчитывать, т.е. оценивать количественно.

Подобные признаки обычно называют количественными или мерными признаками.

Неаллельные гены, действующие однозначно (аддитивно) на формирование одного и того же признака, называются полимерными, или множественными. Явление взаимодействия неаллельных множественных генов, обуславливающих развитие одного и того же признака, называется **полимерией**. При полимерии два или несколько ферментов, образующихся под контролем неаллельных генов, действуют на развитие одного и того же признака, усиливая его проявление. Полимерия была открыта и подробно изучена шведским генетиком и селекционером Нильсоном - Эле в 1908 г.

По типу полимерии наследуются у сельскохозяйственных животных молоко, мясо, яйцо, шерсть, работоспособность животных, скороспелость и другие хозяйственно-полезные признаки.

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

Простейшим примером полимерами служит наследование окраски зерна у пшеницы. У нее различают два основных типа зерен по их окраске: красное зерно, имеющий в оболочке зерновки красный пигмент, белозерный, лишенный его.

При скрещивании некоторых сортов пшеницы, имеющих темно-красное зерно, с белозерными сортами, когда растения в F_1 также дают окрашенное зерно, в F_2 происходит расщепление в отношении 15 красное зерно : 1 белозерное растение.

Исходные родительские формы, давшие расщепление в F_2 15:1, имели генотипы $A_1A_1A_2A_2$ и $a_1a_1a_2a_2$. Гибрид F_1 обладал $A_1a_1A_2a_2$ а в F_2 появилась зерна с разным числом доминантных генов. Наличие всех четырех доминантных аллелей $A_1A_1A_2A_2$ у 1/16 растений определяет самую интенсивную окраску зерна; 4/16 всех зерен имели три доминантных аллелей (типа $A_1A_1A_2a_2$), 6/16 – две (типа $A_1a_1A_2a_2$), 4/16 – одну (типа $A_1a_1a_2a_2$), все эти генотипы определяли различные промежуточные окраски, переходные между интенсивно – красной и белой. Гомозиготной по обоим рецессивным геном ($a_1a_1a_2a_2$) были 1/16 всех зерен, и эти зерна оказались неокрашенными.

Нетрудно заметить, что частоты пяти перечисленных генотипических классов F_2 распределяются в ряду: $1+4+6+4+1=16$, который отображает изменчивость признака окраски зерна пшеницы в зависимости от числа доминантных аллелей в генотипе. Аналогичный тип наследо-

вания известен для некоторых видов окраски зерен кукурузы, колосковой чешуи у овса и т.п.

P₁ Темно-красное A₁ A₁ A₂ A₂ X Белое a₁ a₁ a₂ a₂
 F₁ Светло-красное A₁ a₁ A₂ a₂

Гаметы F₁ ♂

	A ₁ A ₂			
♀ A ₁ A ₂	Темно-красное A ₁ A ₁ A ₂ A ₂	Красное A ₁ A ₁ A ₂ a ₂	Красное A ₁ a ₁ A ₂ A ₂	Светло-красно A ₁ a ₁ A ₂ a ₂
A ₁ a ₂	Красное A ₁ A ₁ A ₂ a ₂	Светло-красно A ₁ A ₁ a ₂ a ₂	Светло-красное A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	Бледно-красное A ₁ a ₁ a ₂ a ₂
a ₁ A ₂	Красное A ₁ a ₁ A ₂ A ₂	Светло-красно A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	Светло-красное a ₁ a ₁ A ₂ A ₂	Бледно-красное a ₁ a ₁ A ₂ a ₂
a ₁ a ₂	Светло-красное A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	Бледно-красное A ₁ a ₁ a ₂ a ₂	Бледно-красное a ₁ a ₁ A ₂ a ₂	Белое a ₁ a ₁ a ₂ a ₂

При накоплении доминантных полимерных генов их действие суммируется, т.е. они имеют кумулятивный эффект, поэтому взаимодействие такого типа называют кумулятивной полимерией.

В опыте Нильсона-Эле тригибридное расщепление в F₂ по геном окраски зерен пшеницы давало соотношение 63 красных к 1 неокрашенному. В F₂ наблюдались все переходы от интенсивной окраски зерен с генотипом A₁ A₁ A₂ A₂ до полного ее отсутствия у a₁ a₁ a₂ a₂. При этом частоты генотипов с разным количеством доминантных генов распределялись в следующий ряд: 1+6+15+20+15+6+1= 64.

Полимерно наследуется, например, пигментация кожи у человека. При бракосочетании негра у белой женщины рождаются дети с промежуточным цветом кожи (мулаты). У отца и матери мулатов могут родиться дети всех типов кожи, с окраской разных оттенков, от черной до белой, что определяется комбинацией двух пар полимерных генов.

Полимерные гены с однозначным действием могут определять и качественные, т.е. альтернативные, признаки. Примером может служить наследование оперенности ног у кур. От скрещивания пород, имеющих оперенные и неоперенные ноги, в F₁ появляются цыплята с оперенными ногами. Во втором поколении происходит расщепления по фенотипу в отношении 15/16 с оперенными ногами и 1/16 с неоперенными, т.е. наблюдается два фенотипических класса.

Очевидно, порода с оперенными ногами гомозиготна по двум парам однозначных доминантных генов ($A_1 A_1 A_2 A_2$), а с непрерывными – имеет генотип $a_1 a_1 a_2 a_2$. Сочетание гамет при оплодотворении дает гибриды с генотипам $A_1 a_1 A_2 a_2$. Доминантные аллели каждого из двух генов действуют качественно однозначно, т.е. определяют оперенность ног. Поэтому генотипы $A_1 - A_2 -$ (9/16), $A_1 - a_2 a_2$ (3/16) и $a_1 a_1 A_2 -$ (3/16) соответствуют фенотипу с оперенными ногами, а генотип $a_1 a_1 a_2 a_2$ (1/16) с неоперенными.

Таким же образом осуществляется наследование формы стручка у пастушей сумки (*Capsella bursa pastoris*). При скрещивании расы, имеющей яйцевидные стручки, с расой у которой плоды треугольной формы в F_1 все растения имеют треугольные стручки, а в F_2 наблюдается расщепление в отношении 15: 1 (9+3+3:1).

В двух приведенных примерах наличие в генотипе разного количества доминантных полимерных генов однозначного действия не изменяет выраженности признака. Достаточно одной доминантной аллели любого из двух генов, чтобы вызвать развитие признака. Поэтому такой тип взаимодействия генов был назван некумулятивной полимерией.

Наряду с явлением взаимодействия генов, свидетельствующим о влиянии на одного какое-либо свойство двух и более пар генов, существует и множественное (плейотропное) действие генов. В этом случае один ген определяет развитие одновременно не одного, а нескольких признаков, т. е. он имеет плейотропный эффект.

Рассмотрим пример множественного действия гена. У кур встречаются формы с курчавым оперением. Такие перья, неплотно прилегают к коже, часто обламываются, вызывая этим усиленную теплоотдачу. Следствием этого, казалось бы, незначительного изменения являются глубокие нарушения пищеварительной, сердечно-сосудистой и гормональной систем организма птицы. Таким образом, ген курчавости оперения имеет плейотропный эффект. Тщательное изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом обладают, очевидно, многие, если не все гены. Биохимическая природа плейотропного действия генов выяснена довольно хорошо. Один белок-фермент образующий под контролем одного гена определяет не только развития данного признака, но взаимодействует и на вторичные реакции биосинтеза различных других признаков и свойств, вызывая их изменение.

На основе изучения взаимодействия и множественного действия генов был сделан вывод, что любой наследственный признак определяется многими генами, точнее, всем генотипом и что каждый может действовать на развитие многих признаков или, точнее на всю систему

развивающегося организма. Следовательно, генотип является не суммой, а сложной системой взаимодействующих генов.

В О П Р О С Ы;

- 1 Чем отличаются аллельные гены от неаллельных?
2. Что такое полимерия?
3. Какая разница между кумулятивной и некумулятивной?
- 4.Что такое плейотропия?
- 5.Приведите примеры плейотропии?
- 6.Что даёт изучения плейотропного эффекта в практике?

ТЕМА № 11. ГЕНЕТИКА ПОЛА. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ.

- План: 1). Генетическое определение пола организмов и их соотношение в природе.
2). Регуляция пола.
3). Наследований признаков, сцепленных с полом.
4). Наследственные заболевания (Хромосомные болезни) у человека в результате нерасхождения половых хромосом.

Литература: 3, 8, 10, 18.

Проблема пола т.е. вопрос о механизмах, которые определяют развитие мужских и женских особей, возникла еще в глубокой древности. Однако до сих пор эта проблема остается одной из актуальных и еще не решена окончательно. Решение ее имеет не только практический интерес, но и важное теоретическое значение.

Пол- это совокупность признаков и свойств организма, обеспечивающих его участие в воспроизводстве потомства и передаче наследственной информации за счет образования гамет.

Половое размножение свойственно всем живыми существам, кроме некоторых самых низших утративших его в процессе эволюции. Половой процесс в последнее время удалось обнаружить даже у таких примитивных организмов, как бактерии.

Основное размножение благодаря объединению генетического материала двух особей ускоряет эволюцию.

При половом размножении в результате слияния отдельных наследственных факторов возникает защита от действия вредных мутаций. Подавляющее большинство животных раздельнополюе, а среди растений, наоборот, распространены главным образом обоеполюе виды.

У раздельнополюх организмов яйцеклетки образуются у одних особей, а сперматозоиды или спермы (у растений) – у других. У обоеполюх организмов и женские и мужские гаметы образуются у одной и той же особи. Обоеполюе животные немного

числены. Они представлены безпозвоночными и кишечнорастворимыми.

Цитологические исследования показали, что у большинства животных и раздельнополых растений в хромосомном наборе мужской и женской особей хромосомы одной из пар довольно значительно отличаются друг от друга или одна из хромосом представлена в единственном числе. Позднее было установлено, что с этими необычными хромосомами связано определение пола, и их поэтому стали называть половыми хромосомами. Так, в хромосомном наборе животных и раздельнополых растений различают обычные хромосомы, или аутосомы и половые, которые получили название X- и Y-хромосом.

Происхождение термина X-хромосома связано с обнаруженным в 1891 г. Х.Генкингом в мейозе у некоторых насекомых непарного интенсивно окрашивающегося тельца, которые при делении отходили к одному полюсу, другой же полюс его не имел. Х.Генкинг не знал назначения обнаруженного им неизвестного элемента и обозначил его буквой X. В 1902 г. К.Мак-Кленг предположил, что роль этого элемента связана с определением пола. В 1905 году Э.Вильсон предложил называть его X-хромосомой. В дальнейшем другую непарную хромосому, определяющую у ряда организмов мужской пол, стали называть Y-хромосомой. Так для половых хромосом утвердились названия X- и Y-хромосомы.

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

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

У человека, млекопитающих животных, дрозофилы и очень многих других видов женский пол гомогаметный (XX), а мужской – гетерогаметный (XY). У этих видов во время мейоза образуются одинаковые яйцеклетки и разные сперматозоиды. У кур и других птиц, а также у шелкопряда и бабочек, наоборот, гетерогаметный женский пол (XY), а гомогаметный – мужской. Животные этих видов во время гаме-

тогенеза образуют разные яйцеклетки и одинаковые сперматозоиды. У кузнечиков и клопа самки гомогаметы, а самцы гетерогаметны: у моли, наоборот, самки гетерогаметы, а самцы гомогаметны.

Механизм, обеспечивающий равное отношение полов в потомстве, аналогичен знакомому нам виду анализирующую скрещивания, когда гибрид, гетерозиготный по одной аллельной паре генов, скрещивается с рецессивной гомозиготной формой: $Aa \times aa$ $1 Aa + 1 aa$. И в том и в другом случае одна родительская форма образует по данной паре признаков разные гаметы, а другая - одинаковые.

В начале 20-х годов XX века американский генетик К.Бриджес пришел к выводу, что у дрозофилы женский пол определяется не наличием двух X - хромосом; а развитие мужского пола зависит не от сочетаний X - и Y - хромосом: они определяются отношением числа X - хромосом к числу наборов аутосом, или половым индексом ($X : A$). Это положение легло в основу балансовой теории определения пола, по которой при отношении $X : A$ равном 1, развиваются самки, а равном 0,5 - самцы: при значении полового индекса больше единицы образуются сверхсамки, меньше 0,5 - сверхсамцы: при значении его между 1- 0,5 возникают интерсексы.

Характеристика основных типов определения пола.

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

По современным представлениям, гены определяющие половые признаки, находятся в аутосомах, а гены, обуславливающие

действие аутосомных генов пола, могут находиться в половых хромосомах или в аутосомах.

Генетически определенное соотношение полов называют первичным соотношением. Однако в процессе развития вследствие неравной жизнеспособности мужских и женских зигот, переопределения пола и других причин соотношение полов может изменяться. Измененное соотношение, вызванное различными факторами в процессе индивидуального развития, называют вторичным соотношением полов. Чаще всего вторичное соотношение полов сдвигается в сторону преобладания самок, что объясняется меньшей жизнеспособностью особей мужского пола. Соотношение полов у разных организмов сильно колеблется. Можно найти примеры почти любого соотношения по полу, вплоть до 100 ♀: 0 ♂ и 0♀: 100 ♂.

Изменение соотношения полов может быть обусловлено как факторами, действующими в ходе онтогенеза, так и генетическими причинами.

В природе определенное соотношение полов контролируется естественным отбором, так как это имеет значение для воспроизведения оптимальной численности вида и поддержания наследственной изменчивости.

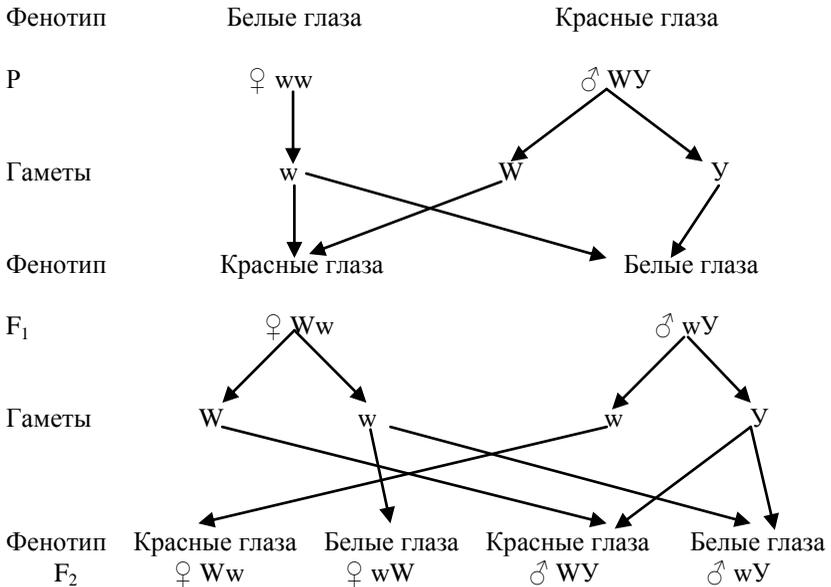
Человек стремится к искусственному регулированию соотношения полов. Здесь уже достигнуты определенные результаты. Так, Б.Л. Астауров у тутового шелкопряда вызывал партеногенез действием высокой температуры, при этом отсутствовал мейоз, в потомстве получилось 100% самок. При естественном партеногенезе, когда мейоз происходит нормально, возникают только самцы, так особи УУ гибнут искусственному регулированию соотношения полов у млекопитающих (кролик, собака и др.) путем разделения спермы с помощью электрофореза и последующего искусственного осеменения самок «катодной» или «анодной» спермой.

С этой же целью применяется иммунизация самцов или самок разделенной спермой. Уже удалось получить обнадеживающие результаты; в группах бывает до 80-90 % особей одного пола. Однако эти методы не нашли еще практического применения, так как они не всегда дают ожидаемые результаты, но главный их недостаток состоит в том, что они резко уменьшают оплодотворяемость и плодовитость.

Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называется наследованием, сцепленным с полом. Его впервые установил и изучил Морган. Он в одном опыте скрещивал красноглазых самок с белоглазными самцами, а в другом – белоглазых самок с красноглазными самцами (реципрокное скрещивание).

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

При скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами в первом поколении самки были красноглазыми, а самцы белоглазыми (наследование крест-накрест). В F_2 от скрещивания таких особей между собой половина самок и половина самцов имела белые, а половина – красные глаза.



Для объяснения этого необычного случая наследования Морган предположил, что гены, определяющие окраску глаз, находятся в X-хромосоме, а Y-хромосоме этих генов не имеет. На основании этого предположения наблюдаемое расщепление по окраску глаз в связи с наследованием пола было просто и полно объяснено.

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

Нерасхождение половых хромосом у одного из родителей в момент образования половых клеток вызывает у человека тяжелые физические и психические заболевания (синдромы).

Синдром Шерешевского–Тернера – болезнь, проявляющаяся у женщин и выражается в отсутствии яичников, недоразвитом вторичных половых признаков и полном бесплодии, а также необычно маленьком росте и отставании в умственном развитии. В 23 пар хромосом у женщин отсутствует одна X хромосома (44+X).

Синдром Клайнфельтера – болезнь, проявляющаяся у мужчин и выражающаяся в недоразвитии половых желез (яичек), а затем бесплодии, непропорциональном развитии конечностей и часто умственной отсталости. В 23 паре хромосом у мужчин присутствует одна лишняя X хромосома – 44 + XXУ.

Синдром трисомия – заболевание у девочек, во многом сходное с синдромом Шерешевского- Тернера, но в своем проявлении отличается большей изменчивостью. При этом в половых хромосомах у девочек присутствует сразу три X хромосомы – 44 + XXX.

В О П Р О С Ы;

1. Что такое половые хромосомы и аутосомы?
2. У каких животных гетерогаметен мужской пол?
3. У каких животных гетерогаметен женский пол?
4. Где локализируются гены признаков, наследуемых сцепленно с полом?
5. К чему приводит нерасхождение половых хромосом у одного из родителей?

ТЕМА № 11. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ. КРОССИНГОВЕР.

- План :**
- 1) Понятие о сцепления генов.
 - 2) Группа сцепления и численность хромосом.
 - 3) Определение расстояния между генами.
 - 4) Перекрест хромосом или кроссинговер.

Литература: 3,7, 8, 12.

Изучая явление сцепления генов, Т.Морган и его ученики установили, что сцепление почти никогда не бывает полным. Только у самцов дрозофилы и самок тутового шелкопряда наблюдается полное сцепление.

Если гены разных аллельных пар лежат в одной и той же хромосоме, следовательно сцеплены, то единственной причиной их перекрестной комбинации может быть процесс конъюгации гомологичных хромосом в профазе мейоза. Во время конъюгации парные хромосомы сближаются и прикладываются друг к другу гомологичными участками, образуя биваленты (четверки хроматид).

В результате перекрещивания двух хроматид пары гомологичных хромосом получают характерные фигуры хиазмы. В это время между хроматидами может происходить обмен гомологичными участками. Это явление открыт в 1911 г. Т. Морганом был назван перекрестом хромосом, или кроссинговером. Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, называются кроссоверными, а гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера, - некроссоверными: соответственно этому и особи, возникшие с участием кроссоверных гамет, называются кроссоверными, или рекомбинантными, а образованные без них – некроссоверными, или нерекомбинантными. Явление сцепления и перекреста хромосом хорошо изучены у кукурузы.

Так, одна линия имела в гомозиготном состоянии доминантные гены C и S , контролирующие образование окрашенного эндосперма и гладкого аллейрона, а другая – их рецессивные аллели c и s , определяющие развитие неокрашенного эндосперма и морщинистого аллейрона. Гибридные растения этого скрещивания имели окрашенный эндосперм и гладкий аллейрон. Гены C и S находятся в одной хромосоме, они сцеплены и поэтому во время мейоза попадают в одну гамету, то же происходит с их рецессивными аллелями c и s , сцепленными в другой хромосоме и попадающими в другую гамету.

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

У любого вида организмов числа генов всегда во много раз больше числа хромосом. Следовательно, в каждой хромосоме находится много генов, они наследуются вместе, т.е. образуют группу сцепления. Число групп сцепления соответствует числу пар гомологичных хромосом. Например, у дрозофилы имеется четыре, а у кукурузы десять пар хромосом и соответственно этому четыре и десять групп сцепления. Определение групп сцепления – трудоемкая работа, она требует проведения большого числа скрещиваний и наблюдений. Кроме того, для этого необходимо иметь много мутантных форм по различным признакам. Чем больше хромосом у того или иного вида, тем труднее определить группы сцепления. Поэтому они установлены не полностью даже у наиболее хозяйственно важных растений и животных.

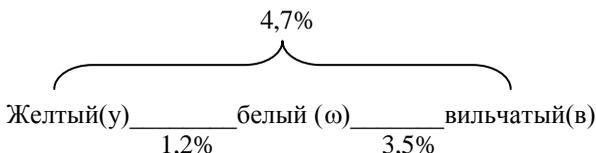
Для установления необходимо, чтобы каждая пара хромосома была маркирована хотя бы одним каким – нибудь геном, а лучше несколькими генами, разбросанными по ее длине. Гены маркеры должны иметь хорошо отличающиеся признаки.

Явление кроссинговера, установленное первоначально генетическим методом, в дальнейшем было доказано цитологически на дрозофиле и кукурузе и путем тетрадного анализа на нейроспоре.

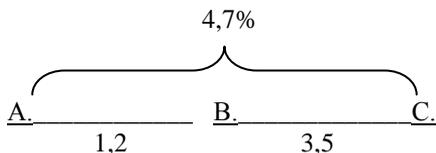
Цитологическое доказательство обмена участками гомологичных хромосом в процессе перекреста впервые было получено К.Штерном на дрозофиле в начале 30-х годов. Затем Г.Крейтон и Б.Мак-Клинтон осуществили то же самое на кукурузе.

Величину перекреста хромосом вычисляют в процентах кроссоверных особей к общему их числу в данном скрещивании. За единицу измерения перекреста принята его величина, равная одному проценту. Иногда ее называют морганидой. На основании анализа и обобщения результатов многочисленных исследований Т.Морган выдвинул гипотезу, по которой гены в хромосоме расположены в линейном порядке.

Во всех опытах по изучению кроссинговера не изменно следовало, что при сцеплении трех генов величина перекреста между двумя генами всегда равна сумме или разности величин перекреста между двумя другими. Например, у дрозофиллы между генами желтого тела (w), белого цвета глаз (ω) вильчатых крыльев (v) было получено такое соотношение в величине перекреста:



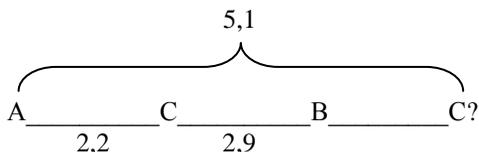
Из геометрии известно, что такая зависимость характеризует положение трех точек на линии:



$AC = AB + BC$ и $AB = AC - BC$ или $BC = AC - AB$.

Способ установления взаиморасположения генов в хромосоме рассмотрим на следующем примере. В процессе скрещивания установлено, что гены А, В и С наследуются сцепленно, следовательно, распо-

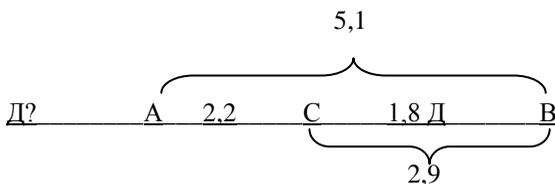
ложены в одной хромосоме. Оказалось что между генами А и В происходит 5,1%, а между генами В и С – 2,9% кроссинговера, т.е. гены А и В сцеплены слабее, чем гены В и С. Но этих данных еще недостаточно для того, чтобы определить место расположения гена С относительно гена В, так как он может быть расположен от него и в одну и в другую сторону:



Для этого нужно знать, с какой частотой происходит перекрест между генами А и С. Скрещивание показало, что его величина составляет 2,2 %, т.е. она равна разности процентов кроссинговера между генами А и В и В и С, полученных ранее. Теперь ясно, что названные три гена расположены в такой последовательности: А – С – В . После того как взаимоположение трех каких-либо генов установлено, можно определить положение следующего нового гена. Для этого нужно произвести анализирующее скрещивание и вычислить процент перекреста между этим геном и тремя нам уже известными. Затем новый ген наносят на линии в соответствующей точке хромосомы. Поступая подобным образом в отношении многих генов, вовлекаемых в скрещивания для определения частоты кроссинговера, составляют генетические карты хромосом.

Руководствуясь принципом линейного расположения генов и зная частоту перекреста между новым геном и одним из трех других, взаиморасположение которых уже известно, можно предсказать, с какой частотой произойдет перекрест между ним и двумя другими генами. Пусть, например, скрещивание показало, что между новым геном Д и нанесенным на карту геном А перекрест составляет 4%.

При этом ген Д может находиться либо вправо, либо влево от гена А:



Следовательно, перекрест между генами Д и С может быть равным или 6,2% или 1,8%. Если в скрещивании будет установлена по-

следняя величина, можно D нанести на карту и, не производя нового скрещивания, вычислить величину перекреста между генами D и V . Очевидно, она будет равна $1,1\%$ ($DV = CV - CD = 2,9\% - 1,8\% = 1,1\%$).

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

Очевидно, чем в большем числе точек происходит кроссинговер, тем сильнее возрастает рекомбинация генов. Рассмотрим двойной перекрест хромосом. Представим хромосому с тремя последовательно расположенными генами $A - B - C$. Перекрест может происходить не только между генами A и B или B и C , но и одновременно между ними.

В результате давойного перекреста гены AC и ac оказались снова вместе и находятся в кроссоверных гаметах в той же комбинации, в какой они были у родительских форм.

Кроссоверные гаметы по этим генам отличаются от некроссоверных только благодаря тому, что в скрещивании участвовало третья пара генов B - b . Следовательно, расстояние между генами A и C , определенное путем учета частоты кроссинговера непосредственно между ними, будет меньше того, которое даст суммирование частот кроссинговера на участках A и B и B и C . На силу сцепления генов влияет ряд различных внутренних и внешних факторов. К внешним условиям, влияющим на частоту кроссинговера, относится температура. При повышении или понижении ее по сравнению с оптимальной частоты кроссинговера увеличивается.

В результате последовательного изучения взаиморасположения генов по величине перекреста между ними для каждой пары гомологичных хромосом составляют генетические карты хромосом.

На такой карте наносят относительное положение генов, находящихся в одной группе сцепления. В настоящее время генетические карты составлены для дрозофилы, кукурузы, помидоров, нейроспоры и некоторых других видов организмов. Наиболее подробные генетические карты составлены для дрозофилы, у которой изучено более 500 мутантных генов, а также для кукурузы, имеющей в 10 группах сцепления свыше 400 генов.

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

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

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

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

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

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

ВОПРОСЫ:

1. Чем отличается сцепленное с полом наследование признаков от сцепленного аутосомного наследования?
2. Что такое группа сцепления? Чем определяется число групп сцепления у организмов?
3. Какие гаметы называются кроссоверными и некрроссоверными? Что такое рекомбинация генов в хромосоме?
4. Что такое полное сцепление генов и у каких организмов оно наблюдается?
5. В каких единицах измеряется расстояние между генами в хромосоме?
6. В чем заключается различие между цитологическими и генетическими картами хромосом? Как составляются генетические карты?
7. В чем заключается закон линейного расположения генов в хромосомах (закон Моргана)? Напишите формулу, отражающую этот закон по отношению к трем генам (А, В и С).

ТЕМА № 12. ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕГО ЗАКОНОМЕРНОСТЬ. МОДИФИКАЦИОННАЯ И МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ.

План.

- 1). Разновидности изменчивости. Методы изучения изменчивости.
- 2). Мутационная изменчивость.
- 3). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.
- 4). Модификационная изменчивость.

Литература: 5, 7, 8, 11.

Изменчивость выражается в различиях между особями по признакам тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска) и функций. Различия между особями одного вида могут зависеть от изменений самых наследственных факторов – генов, полученных ими от родителей и внешних условий, в которых реализуется генотип и происходит развитие организма. В соответствии с этим изменчивость организмов выражается в двух видах: генотипической и модификационной. Генотипическая изменчивость делится на комбинационную и мутационную.

Комбинационная или гибридная изменчивость характеризуется появлением новообразований в результате сочетания и взаимодействия генов родительских форм.

Мутационная изменчивость, мутации (от лат. mutatio – изменение, перемена) вызывают структурные изменения генов и хромосом, ведущие к появлению новых наследственных признаков и свойств организма. Процесс возникновения мутаций называется мутагенезом, который делится на естественный, или спонтанный и искусственный или индуцированный.

Модификационная (фенотипическая) изменчивость не вызывает изменений генотипа. Она связана с реакцией одного и того же генотипа на изменение внешних условий, в которых протекает развитие организмов и которые создают различия в формах его проявления.



Один и тот же генотип проявляется в разных фенотипах. Генотип характеризует норму реакции, т.е. способ его реагирования на изменение окружающих условий.

Нормой реакции определяются приспособительные возможности сортов и их ареалы. Особую ценность представляют сорта, способные давать высокую продуктивность при благоприятных условиях и незначительно снижать её в неблагоприятных, например, при засухе. К таким сортам озимой пшеницы относятся Безостая-1 и Мироновская-808. Первый из них даёт самые высокие урожаи при орошении и резко снижает их в засушливых условиях, второй же отличается очень высокой урожайностью при хороших условиях перезимовки и лучше, чем большинство других сортов, переносит зимы, неблагоприятные для пшеницы. Но модификации не исчерпываются ими. На одном квадратном метре посева любого сорта пшеницы или другой культуры нельзя найти двух растений, которые не отличались в той или иной степени друг от друга. И в том и в другом случае речь идёт о модификационной изменчивости.

Прерывистое, скачкообразное изменение наследственности какого либо признака получило в генетике название мутации. Этот термин впервые ввел в науку голландский генетик Г.Де-Фриз.

В результате обобщения своих наблюдений над мутациями у энотеры Де-Фриз создал мутационную теорию, которая была окончательно сформулирована в книге «Мутации и периоды мутаций при происхождении видов» изданной в 1901 г.

Появление мутационной теории Де-Фриза способствовало выявлению и описанию мутаций у различных видов растений и животных. Очень давно были обнаружены и описаны деревья с красными листьями. В начале прошлого столетия во Франции вблизи Версаля, среди семян обыкновенного барбариса была обнаружена краснолистная.

У животных также описано большое число мутаций. Многие из них были перечислены ещё Дарвином. Наиболее подробно изучены мутации у плодовой мушки *Drosophila*. Так все мухи в природных условиях имели красные глаза, ген, определяющий красный цвет глаз, был назван геном дикого типа, а ген, определяющий белый цвет обнаруженный Морганом – мутантным геном (аллелем первого).

В естественных условиях мутации возникают сравнительно редко. Частота спонтанного мутирования гена зависит от генотипа, так и от физиологических и биохимических изменений, происходящих в клетке под влиянием внешних условий в которых развивается организм.

Раньше считалось, что мутации происходят под влиянием неизвестных внутренних причин, заложенных в самой природе организмов. Появление мутаций сравнивалось с процессом самопроиз-

вольного распада атомов радия. Но 1925 г ученые Ленинградского радиевого института Г.А.Надсон и Г.С.Филиппов впервые в мире получили мутации у дрожжевых грибов под влиянием лучей радия. Через 2 года 1927 г., американский генетик Г.Мёллер опубликовал работу «Искусственные трансмутации гена», в которой сообщалось о большом повышении частоты мутаций у дрозофилы при облучении ее лучами рентген. В 1928 г. в США Л.Стадлер получил ренгеномутации у ячменя и кукурузы. Эти открытия доказывали, что наследственные изменения мутации у растений, животных и микроорганизмов можно вызвать в эксперименте, воздействуя внешними условиями. Как в природе, так и в опытах мутации возникают под влиянием различных воздействий, называемых мутагенными факторами, или мутагенами. Применяемые для искусственного получения мутаций мутагены делятся на физические и химические. К физическим мутагенам относятся: радиация, высокая и низкая температура, механические воздействия, ультразвук. В качестве химических мутагенов использую различные органические и неорганические соединения.

К числу химических мутагенов могут быть отнесено аналоги азотистых оснований, акридиновые красители, уреатан, формальдегид, колхицин и другие вещества.

Действия мутагенов на наследственные структуры клеточного ядра неодинаково, поэтому возникают различные мутации. Можно выделить три типа мутаций.

По действию мутации делят на морфологические, физиологические и биохимические.

По проявлению мутации могут быть доминантными и рецессивными, последние возникают значительно чаще, чем доминантные. Мутационный процесс, как правило, идет от доминантности к рецессивности. Доминантные мутации проявляются сразу же, в гетерозиготном состоянии: рецессивные могут проявляться, только когда мутировавший ген окажется в гомозиготном состоянии.

По относительному влиянию на жизнеспособность и плодовитость организма мутации делятся на полезные, нейтральные и вредные.

Совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена, называют спектром мутаций.

Изучение наследственной изменчивости у различных систематических групп растений позволило Н.И.Вавилову сформулировать закон гомологических рядов. По этому закону виды и роды, генетически близкие характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что зная ряд форм в пределах одного вида можно предвидеть нахождение аналогичных форм у других

и родов. Чем ближе генетически в общей системе роды и виды, тем полное сходство в рядах их изменчивости. Целые семейство растений характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, их составляющие.

Закон гомологических рядов Вавилов выразил формулой;

$$G_1 (a+v+c\dots)$$

$$G_2 (a+v+c\dots)$$

$$G_3 (a+v+c\dots)$$

Где G_1 , G_2 , G_3 обозначают виды и a , v , $c\dots$ - различные варьирующие признаки, например окраску, форму стеблей, листьев, семян и др.

В настоящее время с полным основанием можно сказать, что у родственных видов, имеющих общее происхождение, возникают и сходные мутации. Более того, даже у представителей разных классов животных мы встречаем параллелизм – гомологические ряды мутаций по морфологическим, физиологическим и особенно биохимическим признакам и свойствам. Исхода из закона гомологических рядов, следует принять что если обнаруживается ряд спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида животного или растения, то можно ожидать сходный ряд мутаций и у других видов этого рода.

Как уже было отмечено организмы, имеющие одинаковые генотипы, но развивающиеся в различных условиях внешней среды, могут иметь разные фенотипы. Такое фенотипичное разнообразие особей называется модификационной изменчивостью. Модификационная изменчивость ограничено нормой реакции. Нормой реакции называется генотипически определяемая способность организма варьировать степень выраженности признаков в определенных пределах в зависимости от условий внешней среды. Для изучения нормы реакции прежде всего необходимо иметь генетически однородный материал и помещать его в варьирующие условия внешней среды.

Достаточно однородным материалом могут служить у растений клоны и чистые линии.

В качестве условий, вызывающих модификационную изменчивость и помогающих в изучении нормы реакции, могут быть использованы самые разнообразные, точнее любые условия внешней среды.

Модификационная изменчивость носить массовый характер, и именно этот тип изменчивости Ч.Дарвин называл определенной изменчивостью.

Сущность модификационной изменчивости особенно хорошо видна на примере количественных признаков; организм наследует способность развития признака, степень выраженности которого зависит от взаимодействия генотипа и условий внешней среды. Знание нормы

реакции имеет большое значение в практике сельского хозяйства для получения высоких урожаев растений и высокой продуктивности животных при оптимальных условиях их содержания, при перенесении растений и животных в новые климатические районы и т.д.

В О П Р О С Ы;

1. Какие разновидности изменчивости существуют в природе?
2. Какими методами изучается изменчивость?
3. Какая разница между мутационной и модификационной изменчивостью?
4. Кем был сформулирован закон гомологических рядов? Какие?
5. Какая разница между модификационной изменчивостью и нормой реакции?

ТЕМА № 14. ПОЛИПЛОИДИЯ. ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ.

- План.**
- 1). Типы полиплоидии и классификация полиплоидов.
 - 2). Методы искусственного получения полиплоидов.
 - 3). Нескрещиваемость видов, ее причина и методы преодоления.
 - 4). Особенности формообразования в потомстве отдаленных гибридов.

Литература: 3, 5, 8, 11.

Число, форма и размер хромосом являются систематическими признаками для каждого вида. Основной единицей кариотипа является гаплоидный набор хромосом, т.е. такой набор, в котором из каждой пары гомологичных хромосом представлено только одна. Совокупность генов, заключенную в таком гаплоидном наборе, называют геномом, а число хромосом в гаплоидном наборе - основным числом и обозначают буквой *n*.

Митоз и мейоз являются тончайшими механизмами деления клетки, обеспечивающими постоянство числа хромосом из поколения в поколение. Однако в некоторых случаях эти механизмы нарушаются, что может выражаться в неравном расхождении хромосом к полюсам клетки - нерасхождении хромосом, а также в удвоении хромосом, но без цитокинеза (эндомиоз). В результате таких нарушений возникают клетки с измененным числом хромосом. Изменение числа хромосом может происходить за счет увеличения или уменьшения числа целых гаплоидных наборов или отдельных хромосом. Организмы, у которых произошло умножение целых гаплоидных наборов, называют полиплоидами. Организмы, у которых число хромосом не является кратным гаплоидному, называют анеуплоидами или гетероплоидами.

По характеру возникновения полиплоидов можно подразделить на два типа: митотический и мейотический. Первый связан с нарушениями

ми митоза в соматических клетках, второй – с нарушение мейоза- процесса образования микро- и макроспор.

Преимущественно полиплоидные формы возникают в результате нарушений митоза. Мейотическая полиплоидия происходит реже.

Автополиплоиды – организмы, получающиеся в результате кратного увеличения гаплоидного набора хромосом одного и того же вида. Он может быть четным и нечетным. Следовательно, автополиплоиды могут быть со с балансированным и несбалансированным числом геномов. При увеличении гаплоидного набора в 4 раза (или удвоения диплоидного набора) получаются тетраплоиды, при увеличении в 6 раз – гексаплоиды, в 8 раз- октаплоиды. Если гаплоидное число увеличиваются в 3 раза, образуются триплоиды, при увеличения гаплоидного числа в 5 раз- пентаплоиды и т.д.

Тетраплоид, гетерозиготный по тому же аллелю AAaa, при правильном расхождении хромосом в мейозе образует три типа гамет в отношении 1AA : 4Aa : 1aa. Если в одну гамету отойдут хромосомы с двумя доминантными генами AA, то другая получит хромосомы с двумя рецессивными генами aa; кроме того, каждая из хромосом с доминантным геном A может отойти в паре с каждой из хромосом, несущих один из рецессивных генов a, и это дает четыре одинаковые комбинации Aa.

♂		1AA	4 Aa	1aa
♀	1AA	1AAAA	4AA A a	1AA aa
	4Aa	4AAAAa	16AAaa	4Aaaa
	1aa	1AAaa	4Aaaa	1aaaa

Таким образом, расщепление в F₂ по фенотипу тетраплоидного гибрида AAaa идет в отношении 35:1. Те же результаты можно получить и алгебраически: (1AA + 4Aa + 1aa) (1AA + 4Aa+ 1aa) = 1AAAA + 8AAAAa + 18AAaa + 8Aaaa + 1aaaa).

В результате полного доминирования все особи, имеющие хотя бы один доминантный ген A, фенотипически будут не различимы, и следовательно, расщепление по фенотипу произойдет в отношении 35:1. Расщепление в F₂ по двум парам аллелей у диплоидных форм идет в отношении 9: 3: 3: 1, а автотетраплоидных – 1225 : 35: 35 : 1. Число классов по генотипу при расщепления по одной паре аллелей у тетраплоидов равно пяти вместо трех у диплоидов.

У автотетраплоидов во втором и последующих поколениях сохраняется более высокий уровень гетерозиготности, чем у диплоидных

форм. Явление может быть использовано для преодоления гетерозиса у гибридов в нескольких поколениях при переводе их с диплоидного уровня на тетраплоидный.

Аллополиплоиды – организмы, возникающие в результате объединения разных наборов хромосом. В отличие автополиплоидов, характеризующихся гамогенностью, аллополиплоиды – гетерогеномны.

Аллополиплоиды, создающихся в результате четного увеличения хромосомных наборов при скрещивании двух видов или родов, называются амфидиплоидами (от греч. *ambi* – оба).

Аллополиплоиды, имеющие три гаплоидных набора хромосом, принадлежающих разным видам, называются аллотриплоидами, пять – аллопентаплоидами, и т.д.

При скрещивании двух разных видов или родов обычно получается бесплодное потомство, так как у них вследствие неродственных геномов конъюгация хромосом нормально проходить не может, и образуются нежизнеспособные гаметы.

Классическим примером аллополиплоидии служат капустно-редечные гибриды, полученные Г.Д.Карпаченко в 1924г.

Анеуплоиды – организмы, имеющие в основном наборе увеличенное или уменьшенное, но не кратное гаплоидному число хромосом. Анеуплоиды, у которых недостает одной из пары гомологичных хромосом, называется моносомиками ($2n - 1$); если недостает двух гомологичных хромосом, это нуллисомики ($2n - 2$); В первом случае отсутствует одна из гомологичных хромосом какойто пары, во втором – полностью выпадает одна пара гомологичных хромосом.

Анеуплоиды, у которых полный набор увеличен на одну хромосому, называются трисомиками ($2n + 1$), а если таких дополнительных хромосом окажется две, это будет тетрасомики ($2n + 2$). Нарушения в распределении хромосом, приводящие к образованию анеуплоидных организмов, возможны как в митозе, так и мейозе. Анеуплоиды могут возникать спонтанно при неправильном расхождении хромосом во время деления клеток.

Таким образом, анеуплоидный метод позволяет не только устанавливать наличие того или иного гена в определенной хромосоме, но соединять хромосомы различных видов или переносить их отдельные локусы из одного генома в другой.

Гаплоиды – организмы, у которых содержится в 2 раза меньше хромосом (n), чем у исходных форм. Гаплоиды развиваются из одной клетки с генотипом гаметы, минуя оплодотворение: из яйцеклетки, синергиды, антиподы или пыльцевого зерна.

Одна из самых характерных особенностей гаплоидов- уменьшение размеров всех клеток и органов.

Для искусственного получения гаплоидов используют несколько методов: 1) Опыление чужеродной пыльцой, 2). Опыление растений пыльцой, обработанной лучами Рентгена или гамма – лучами. 3).Близнецовой метод, 4).Задержка опыления. 5). Культура пыльников.

У животных полиплоидия – явление чрезвычайно редкое. Объясняется это разделением пола и особенностями хромосомного механизма его определения. Получение аллополиплоидов у животных считалось невозможным. Но сравнительно недавно Б.П.Астауров, используя способность тутового шелкопряда к партеногенезу получил первый искусственный аллополиплоид у животных организмов.

Искусственное получение полиплоидов давно привлекло внимание ученых, но в течение многих лет оно встречало большие трудности. Перелом в экспериментальной полиплоидии произошел в 1937 г, когда американские генетики А.Бленсли и А.Айвери обнаружил, что колхицин вызывает удвоение числа хромосом в клетках. Колхицин ($C_{22}H_{25}O_6$) – алкалоид, сильный растительный яд.

Для получения полиплоидов в большинстве случаев воздействуют на соматические ткани интенсивно делящихся клеток растений. При этом возникает химерная ткань, состоящая из клеток различной ploidy: наряду с диплоидными ($2x$) образуются тетраплоидные ($4x$) клетки, а также клетки типа $8x, 16x$ и т.д. При мейотической полиплоидии колхицин производит блокаду движения хромосом в метафазе I или в метафазе II. И в том и другом случае образуются гаметы с так называемым редукционным, т.е. с удвоенным против нормального число хромосом.

С 1937 г колхицин применяется очень широко, он произвел подлинную революцию в экспериментальной полиплоидии. С его помощью триплоидные и тетраплоидные формы получены в настоящее время более чем у 500 видов растений.

Отдаленная гибридизация. Отдаленной гибридизацией называется скрещивание между организмами, относящимися к разным видам или родам. В соответствии с этим отдаленная гибридизация делится на межвидовую и межродовую.

Отдельная гибридизация имеет более чем двухвековую историю. Ещё в 1755-1806 гг. И.Кельрейтер проводил отдаленную гибридизацию, используя в скрещиваниях более 50 видов, принадлежащих к 13 ботаническим родам. Первый отдельный гибрид между двумя видами табака он получил в 1760 г.

При отдаленной гибридизации идет сложный формообразовательный процесс. В результате рекомбинации генов появляются формы с такими признаками и свойствами, получение которых невозможно при внутривидовой гибридизации.

Отдаленные гибриды очень часто отличаются повышенной мощностью развития, гигантским ростом, крупностью плодов и семян, зимостойкостью и засухоустойчивостью. Исключительно велико значение отдельной гибридизации в создании сортов, устойчивых к болезням.

Огромное влияние на развитие теории и практики отдельной гибридизации имели труды И.В.Мичурина. Он считал ее могущественным методом создания новых форм и сортов растений.

Главная причина нескрещиваемости видов растений обусловлена их генетической изоляцией, несовместимостью генотипов. Она проявляется в непроращении пыльцы или таком медленном ее проращении, что оплодотворения не происходит, а также в отсутствии слияния гамет и в ранней гибели образовавшегося зародыша.

Ряд оригинальных методов преодоления нескрещиваемости растений при отдаленной гибридизации разработана и успешно применял И.В.Мичурин. К ним относятся: опыление смесью пыльцы, метод предварительного вегетативного сближения и метод посредника.

Гибриды между яблоком и грушей, вишней и черемухой, айвой и грушей, абрикосом и сливой были получены при опылении смесью пыльцы, взятой с растений разных видов и родов.

Метод предварительного вегетативного сближения заключается в прививке растений разных видов, которые обычным путем нескрещиваются. При скрещивании тканей привитых растений может измениться химический состав генеративных органов, в результате чего стимулируется проращение пыльцевых трубок одного вида в пестике цветка другого вида.

Метод посредника И.В.Мичурин предложил использовать в тех случаях, когда два нужных вида непосредственно не скрещиваются между собой, но их можно вовлечь в гибридизацию путем ступенчатого скрещивания. Предположим, что вид А не скрещивается с отделенным видом В, но последний довольно легко скрещивается с третьим, более близким видом С. Тогда сначала скрещивают виды В и С между собой, а затем полученный гибрид, называемый посредником, скрещивают с видом А.

В О П Р О С Ы;

1. Какие типы полиплоидов существует в природе?
2. Какая классификация полиплоидов?
3. Можно ли получить искусственно полиплоидных организмов?

4. Что такое отдаленная гибридизация?
5. Какие формообразовательные процессы идут в потомстве при отдаленной гибридизации?

ТЕМА № 15. ГЕНЕТИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

- План.**
- 1). Понятие о качественных и количественных признаках.
 - 2). Комбинационная способность организмов по количественным признакам.
 - 3). Полимерные гены и количественные признаки.
 - 4). Наследование количественных признаков.

Литература:3,13, 14,15.

В развитии теоретических и методических аспектов селекции особенно велика роль количественной генетики. Любой организм характеризуется совокупностью большого числа признаков и свойств. Признак, или свойство – единица морфологической, физиологической или биохимической дискретности организма. Признаки у которых характер наследования им до сих пор рассматривали называются качественным или альтернативными: они четко и непосредственно отличаются друг от друга (гладкая или морщинистая форма семян, белая или красная окраска цветков и т.д.). Однако есть много признаков различия по которым не имеют такого четкого разграничения и могут установливаться только путем количественного определения (измерения, взвешивания и т.д.). Такие признаки называются количественными. К количественным признакам относится большинство хозяйственно-ценных признаков сельскохозяйственных культур. Ещё в 1934 г. Н.И.Вавилов отмечал, что серьёзным дефектом в развитии генетической теории селекции является самоотстранение генетики от изучения сложных количественных признаков. Отставание количественной генетики продолжалось длительное время. Трудность в изучении генетики количественных признаков объясняются их сложной генетической природой.

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

гены, контролирующие количественные признаки, проявляют не только аддитивный эффект, но и неаддитивные, обусловленные межallelными и межгенными взаимодействиями.

Эффекты всех типов взаимодействия генов способны существенно изменяться под влиянием условий среды. Все это очень усложняет генетический анализ и делает необходимым применение специальных генетико-статистических моделей, позволяющих более точно судить о комбинированном действии системы полигенов. Именно поэтому интенсивные исследования по количественной генетике начаты после того, как были разработаны математические модели популяционных процессов, приспособленные к усложнениям в действии полигенов.

Впервые Р.А.Фишером в 1933 году, а позже Мазером (в 1949 и 1971 гг) были предложены методы размножения фенотипической варианты популяции на компоненты, обусловленные влиянием факторов среды, эффектами аддитивного действия генов и межгенных взаимодействий. Для того, чтобы наследование количественных признаков стало понятным, нужно ознакомиться с некоторыми математическими константами, с помощью которых характеризуется значение таких признаков. Главные из этих констант - средняя арифметическая (\bar{x}), среднее квадратическое отклонение (G) варианты (G^2), ошибка средней арифметической (Sx) и коэффициент изменчивости (C).

Прежде всего, изучаемый признак измеряют у всех особей исследуемой группы и полученные данные разбивают на произвольное, но относительно небольшое число классов (обычно на 10-15) в каждом из которых объединены особи, более или менее сходные по значению признака.

После того, как построен вариационный ряд, в первую очередь находят среднюю арифметическую (\bar{X}), данную представленную о типичных размерах количественного признака в изученной группе особей.

При малом числе варианте (менее 25) среднюю арифметическую вычисляют по формуле:

$$\bar{X} = \frac{\sum X}{n} \quad \text{где } \bar{X} - \text{значение признака у отдельных особей, } n - \text{число особей, } \sum - \text{знак суммирования.}$$

При большом числе варианта этот способ слишком трудоемок и среднюю арифметическую вычисляют по формуле:

$$\bar{X} = A + k \frac{\sum fa}{n}, \quad \text{где } A - \text{условная средняя; } a -$$

выраженное в числе классов отклонения каждого класса от класса, в котором находится условная средняя: f - число вариантов в классе;

$\frac{\sum fa}{n}$ выраженная в классах разность между условной средней и сред-

ней арифметической данного вариационного ряда; k - классовый интервал. В качестве условной средней обычно выбирают середину класса, содержащего наибольшее число вариантов. Наиболее удобным и употребительным мерилom изменчивости служит среднее квадратическое отклонение (G). При малом числе вариант среднее квадратическое отклонение вычисляют по формуле

$$G = \pm \sqrt{\frac{\sum fa^2}{n-1}}$$

если же в ряду более 25 вариантов, то пользу-

ются формулой
$$G = \pm \sqrt{\frac{\sum fa^2}{n-1} - \frac{(\sum fa)^2}{n}} \cdot k$$

В ряде случаев при изучении изменчивости количественных признаков удобнее пользоваться не средним квадратическим отклонением, а квадратом этой величины, т.е. дисперсией (G^2). Квадратическое отклонение позволяет сравнивать изменчивость одного и того же признака в разных группах особей. Но будучи, числом именованным, этот показатель, очевидно не пригоден для сравнения изменчивости признаков, характеризующихся разными единицами измерения, например, изменчивости веса и роста и т.д.

Для преодоления этой трудности обычно прибегают к вычислению коэффициента изменчивости (C_v), представляющего собой выраженное в процентах частное от деления среднего квадратического отклонения на среднюю арифметическую:

$$C_v = \frac{G \times 100}{\bar{X}}$$

При скрещивании особей, различающихся по количественному признаку, в F_1 , как правило, не наблюдается доминирования признака одного из родителей, а в F_2 расщепления на небольшое число фенотипически различных классов, находящихся между собою в определенных и характерных численных отношениях. Картина это настолько отличается от типичной для наследования качественных признаков, что в первые годы после вторичного открытия законов Менделя многим учёным, в том числе и таким крупным, как, например, Дефрису, каза-

лось невозможным распространять законы Менделя на наследование количественных признаков.

Но довольно скоро выяснилась, что такая точка зрения ошибочно и что в основе наследственной передачи количественных признаков лежат те же явления расщепления и рекомбинации генов, что и при передаче качественных признаков. Это хорошо под итожены формулировками П.Ф.Рокицкого: 1). Кривая распределения особей F_1 по изученному признаку обычно располагается между кривыми распределения родительских форм. Средняя арифметическая F_1 чаще всего промежуточная между средними арифметическими родительских форм; 2). Средняя арифметическая F_2 примерно равно средней арифметической F_1 но вариация особей значительно больше, чем вариация особей F_1 ; 3). Кривые распределение особей из возвратных скрещиваний F_1 на каждого из родителей сдвинута ближе к кривым расщепления тех же родительских форм, с которыми произведено скрещивание; 4). Кривые распределения F_3 особей F_2 , взятых из разных частей вариационного ряда F_2 , располагаются по разному в зависимости от того, из какой части ряда взяты особи F_2 .

В О П Р О С Ы;

1. Что такое качественный признак?
2. Что такое количественный признак?
3. Что такое комбинационная способность организма?
4. Какие гены контролирует количественные признаки?
5. Как наследуются количественные признаки?

ТЕМА № 16. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ.

- План.**
- 1). Популяция и ее структура.
 - 2). Изменение генетического строения популяций под влиянием паратипических факторов.
 - 3). Влияние отбора на структуру популяций.
 - 4). Генетико – автоматические процессы, гомеостаз и полиморфизм популяций.

Литература: 3, 4, 9, 11.

Представление о генетике будет не полным, если не попытаться выяснить, какую роль играют закономерности наследственности и изменчивости в процессе эволюции организмов.

Взаимодействия и взаимосвязь факторов эволюции в ходе видообразования можно понять лишь на основе знания генетических закономерностей жизни и популяции как организованной совокупности особей, являющейся основой жизни и эволюции видов. Вся генетиче-

скую информацию вида, т. е. Полный набор генов, сложившийся в процессе его эволюции, называют генофондом вида. Вид состоит из отдельных популяций, которые представляют совокупность особей одного вида, характеризующихся общностью местообитания и приспособления к данным условиям жизни. Популяции складываются под влиянием условий существования на основе взаимодействия трех факторов эволюции: наследственности, изменчивости и отбора.

Популяция – это главный структурный элемент вида, форма его существования в данных условиях. Вид представляет собой генетически закрытую систему, популяция – система генетически открытая. Поэтому процесс видообразования в общей форме сводится к преобразованию генетически открытых систем в генетически закрытые.

Любая популяция представляет смесь особей, не вполне генетически одинаковых. Многие гены существуют в виде различных аллелей и разные особи отличаются друг от друга по этим аллелям. Для понимания генетических процессов, протекающих в популяции, необходимо знать, какие закономерности управляют распределением генов между особями, изменяется ли это распределение из поколения в поколение и если изменяется, то каким образом. На основе этого мышления впоследствии сформировалось учение в генетике популяций, возникла популяционная генетика. Она изучает законы динамики генетических преобразований, происходящих в природных и экспериментальных популяциях животных, растений и микроорганизмов.

Большое влияние на генетические процессы и структуру популяций оказывает способ размножения. В связи с этим популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений существенно различаются. Если группа особей какого-либо вида размножается путем самоопыления и возможность перекрестного опыления у них исключены, то это не популяция.

Однако в природе почти нет таких видов растений, которые размножались бы исключительно путем самоопыления. Даже у самых строгих, облигатных самоопылителей хотя и редко, но растения переопыляются или, во всяком случае, способны переопыляться. Следовательно, в любой группе растений- самоопылителей составляющие ее отдельные линии могут обмениваться генетическим материалом, передавать возникающие наследственные изменения друг другу, и она может рассматриваться как потенциальная популяция.

Все животные и подавляющее большинство растений представлены видами, размножающимися путем свободного скрещивания. Эволюционные процессы в популяциях таких организмов протекают очень сложно и подчиняются определенным закономерностям. В 1908 г ан-

глийский математик Г. Харди и немецкий врач Н. Вайнберг независимо друг от друга установили закон которому подчиняется частота распределения гетерозигот и гомозигот в свободное скрещивающейся популяции и выразили его в виде алгебраической формулы. Оказалось, что частота членов пары аллельных генов в популяции распределяется в соответствии с коэффициентом разложения бинома Ньютона $(p+q)^2$. Эта представляет собой формулу $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$. В котором p^2 равно число гомозиготных доминантных особей, q^2 - число гомозиготных рецессивных особей, $2pq$ - число гетерозиготных особей по обоим аллелям.

По закону Харди-Вайнберга в свободно скрещивающейся популяции исходное в потомстве гомозигот (доминантных и рецессивных) и гетерозигот остается постоянным.

В любой популяции непрерывно идет мутационный процесс, в результате которого в ее генофонд вносятся все новые и новые наследственные изменения. Мутации служат важнейшим источником наследственных изменений. Несмотря на то что, частота спонтанного мутирования одного отдельного гена очень мала, общее количество различных мутаций в связи с огромным числом генов в организме достаточно велико.

Разные гены имеют различную мутабельность: одни мутируют с высокой частотой, другие отличаются пониженной мутабельностью. Поэтому мутационное давление оказывает наибольшее влияние на генетическую структуру популяций в отношении высоко мутабельных генов. Под влиянием мутационного давления в популяции повышается наследственная вариация каждого гена до тех пор, пока не будет достигнуто популяционное равновесие. Мутационный процесс в популяции проявляется не в чистом виде, он связан с действием отбора. Наиболее сильное влияние на изменение структуры популяций оказывает отбор. Под влиянием его концентрация одних генов повышается, а других – снижается. Организмы, более приспособленные к данным условиям среды, дают более многочисленное потомство. При изменении условий среды преимущества в борьбе за жизнь получают наиболее приспособленные особи, и в соответствии с этим структура популяции перестраивается. Принципы действия естественного и искусственного отбора одинаковы. Разница между ними заключается в том, что при естественном отборе структуры популяций перестраиваются под влиянием изменений среды обитания данных видов, при искусственном же отборе они изменяются под направляющим воздействием человека.

Важнейшей особенностью естественного и искусственного отбора является их направленность. Ненаправленного отбора в эволюции и селекции не существует. Направление действие отбора определяется условиями внешней среды, в которой протекает онтогенез. Отбор действует на организм как целое, а не на отдельные его признаки. Действие отбора на генотип происходит через фенотип.

Скорость отбора количественно характеризуется коэффициентом отбора S . Эта величина показывает, какая часть особей определенного генотипа погибает, не оставив потомства. Если в популяции ген a из 1000 исходных особей передается 999 потомкам, а его доминантный аллель A полностью сохраняется у всех 1000 потомков, то коэффициент отбора будет равен 0,001 ($S=1,000-0,999= 0,001$). Действие отбора проявится в том, что частота аллелей a уменьшается. Коэффициент отбора изменяется в пределах от +1 до -1. Значение +1 характеризует полный положительный отбор, при $S=0$ отбор отсутствует, при $S= -1$ отбор идет в противоположном данному направлению.

Естественный отбор – главная движущая сила эволюции. Но наряду с давлением естественного отбора существуют и другие факторы, влияющие на скорость генетического преобразования популяцией.

Работами Н.П.Дубинина и С.Райта в начале 30-х годов прошлого века было показано, что неизменное сохранение в популяции независимо от ее размеров концентрации аллелей в ряде поколений в соответствии с знаком Харди- Вайенберга невозможно даже и в том случае, если на нее не действуют отбор, мутации и миграции. Было установлено, что в популяциях происходят случайные колебания частоты генов, названные С.Райтом дрейфом генов, а Н.П.Дубининым – генетика- автоматическими процессами.

Генетика автоматические процессы – один из факторов органической эволюции. Они связаны с естественным отбором и по отношению к нему имеют подчиненное значение.

Однако в некоторых специфических условиях роль генетико- автоматических процессов в эволюции может быть существенной. Следовательно, преобразование популяций происходит под влиянием естественного отбора и генетико-автоматических процессов.

Под изоляцией в генетике популяций понимается любое нарушение случайного скрещивания (панмиксии). Изоляцию делят на три основные формы: географическую, биологическую и экономическую. Географическая изоляция результат разделения группы организмов какой-либо физической преградой (море, река, гора, пустыня, ледник и т.д.). Биологическая изоляция делится на генетическую и физиологическую. При генетической изоляции ограничивается или полностью

исключается свободное комбинирование генов. К факторам генетической изоляции относятся: полиплоидия, хромосомные перестройки, несовместимость ядра и цитоплазмы, различные нарушения нормального течения мейоза, приводящие к образованию нежизнеспособных гамет, возникновение мутаций, вызывающих стерильность или летальный эффект, и т.д. Физиологическая изоляция будучи генетически обусловленной, проявляется, например, в избирательности спаривания или опыления, специфического опыления насекомыми, в действии безусловных рефлексов, под влиянием которых птицы ежегодно возвращаются к прежним местам гнездований, а рыбы уходят на нерест в определенные реки, в различиях в строении половых органов, отсутствии полового влечения между самцами и самками разных популяций и т.д.

Экологическая изоляция возникает в результате того, что разные группы организмов, обитающие в одной географической области, занимают различные местообитания.

Таким образом, различные формы изоляции, ограничивающие обмен генами между группами организмов или препятствующие такому обмену, действует не только отдельно, но часто и в сочетании друг с другом. В любую популяцию путем скрещивания могут включиться мигрировать генотипы из другой популяции. При этом быстро изменяется частота имеющихся в популяции аллелей или появляются новые гены, ранее в ней отсутствовавшие.

Следовательно, популяция может подвергаться давлению миграции, в результате которого границы между популяциями сглаживаются, а генетическое разнообразие возрастает.

Популяция свободно скрещивающихся особей вследствие постоянно совершающегося обмена генами существует как единая генетическая система, обладающая свойством саморегуляции. Способность популяции восстанавливать в результате саморегуляции определенную частоту генов, временно нарушенную под влиянием эволюционных факторов, называется генетическим, или популяционным, гомеостазом.

Наряду с гетерозиготностью важным механизмом генетического гомеостаза популяций является их полимерное строение. Полиморфизм заключается в одновременном присутствии в ареале одной популяции двух или нескольких генетически и фенотипически различающихся форм.

И так, благодаря действию ряда факторов, влияющих на генетическую структуру популяций, происходит процесс их формирования и генетической динамики, что составляет микроэволюцию.

ВОПРОСЫ:

1. Как определяется генетический состав популяций?
2. Как проводится генетический анализ популяции в случае множественного аллелизма?
3. Как рассчитать генетический состав популяции при самоопылении?
4. В чем заключается явление полиморфизма и какие типы полиморфизма встречаются в естественных популяциях?
5. Как может нарушаться генетическое равновесие в популяции?
6. Как изменятся соотношения генотипов в потомстве при инбридинге?

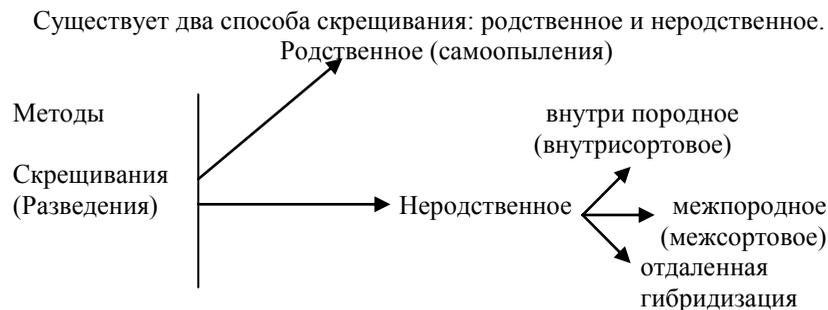
ТЕМА № 17. ИНБРИДИНГ, ИНБРЕДНАЯ ДЕПРЕССИЯ И ГЕТЕРОЗИС.

- План.**
- 1). Понятие о аутбридинге и инбридинге.
 - 2). Разновидности гетерозиса и их использование в практике.
 - 3). Проблемы сохранения гетерозиса и теории гетерозиса.
 - 4). Цитоплазматическая наследственность. Использование цитоплазматической мужской стерильности.

Литература: 3.,7.,10.,12.

Наличие наследственной изменчивости позволяет путем различных систем скрещивания сочетать определенные наследственные признаки в одном, а также избавляться от нежелательных свойств. Необходимым условием использования комбинативной изменчивости в селекции является подбор форм для скрещивания.

Прежде всего следует выделить родственное скрещивание, или инбридинг (в животноводстве), и самоопыление, или инцухт (в растениеводстве). Однако во избежание путаницы можно пользоваться одним термином – инбридинг. Неродственное скрещивание (аутбридинг) делится на внутрисортное, или внутрисортное, межпородное, или межсортное, и отдаленную гибридизацию.



Среди огромного видового многообразия животных и растений наблюдается различные степени выражения аутбридинга и инбридинга. Крайняя степень выражения инбридинга- самооплодотворения – свойственная большому числу растений и некоторым беспозвоночным жи-

вотным. У многих видов организмов существуют биологические и генетические барьеры, препятствующие самооплодотворению и скрещиванию между близкородственными особями.

Известны случаи, когда скрещивание между сестринскими растениями не может происходить потому что у них имеются аллели несовместимости.

Аутбридинг ведет к повышению наследственной изменчивости, инбридинг, наоборот, увеличивает гомозиготность, что обуславливает константность потомства в популяции. Поэтому вредное влияние инбридинга – депрессию – связывают обычно с переходом летальных или вредных генов в гомозиготное состояние.

Однако известно, что в природе существует виды, для которых самооплодотворение является, и при этом они не только не вымирают, а наоборот, процветают. Сюда относятся ячмень, пшеница, горох, фасоль и др.

Применяя аутбридинг, всегда следует помнить, что за счет комбинативной изменчивости появляются гибриды как с лучшим, так и с худшим сочетанием признаков. Поэтому за скрещиванием всегда должен следовать отбор нужных форм.

Увлечение мощности, жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами называется гетерозисом. Понятие о гетерозисе как проявлении «гибридной силы» было введено в науку американским генетиком В.Шеллом в 1914 г. Впервые это явление обнаружил в 1772 г. И.Кельрейтер при скрещивании двух видов табака. Полученные им гибриды обладали большой мощностью и раньше созревали.

Гетерозис в природе свойствен всем организмам: растениям, животным, микроорганизмам.

Он возник в месте с появлением диплоидности и полового процесса и непосредственно связан с возникновением и совершенствованием в процессе эволюции перекрестного оплодотворения.

Для гетерозисных гибридов характерна быстрый рост и развитие в первоначальные фазы, например всходы гибридов первого поколения сорго появляются раньше и дружнее. По темпам развития в первый период после всходов гибридные растения также сильно опережают родительские формы. Эти преимущества гибридов во многих случаях сохраняются и в последующем. Повышенная урожайность гетерозисных гибридов – самое главное их преимущество. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет – 15-30%. По отдельным культурам она измеряется примерно следующими величинами (в%): кукуруза

– 20-30: подсолнечник (сбор масла) – 25; сорго (зеленая масса) – около 20,0 зерно 25-50; табак (урожай листьев) – 30-40; кормовая свекла – (выход сухого вещества) – 25-30; хлопчатник (волокно) – 30-35.

Гетерозисные гибриды у томата начинают плодоносить на 10-12 дней раньше и превышают по урожайности исходные родительские сорта на 45-50%.

Шведский генетик А.Густафссон предложил разделить гетерозис у растений на три основных типа: репродуктивный, соматический и приспособительный.

Репродуктивный гетерозис выражается в лучшем развитии органов, размножения растений, повышенной фертильности, большем урожае плодов и семян. При соматическом гетерозисе у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей. Приспособительный, или адаптивный, гетерозис выражается в повышенной жизнеспособности гибридов.

Гетерозис в настоящее время наиболее широко используется у кукурузы. Обычные сорта этой культуры почти вытеснены гетерозисными гибридами первого поколения. В течение длительного времени у кукурузы для получения гетерозиса проводили скрещивания двух специально подобранных сортов, в результате чего получался межсортовой гибрид.

Основные посевные площади кукурузы на зерно в настоящее время засевают двойными межлинейными и сортолинейными гибридами. Двойные межлинейные гибриды получают от скрещивания двух простых межлинейных гибридов (четырёх самоопыленных линий), а сортолинейные – от скрещивания сорта с самоопыленной линией или простого межлинейного гибрида с сортом.

Разработка приемов закрепления гетерозиса – важная задача генетики. Так как использование гетерозиса у проявляющих его гибридных генотипов возможно только в первом поколении, по многим культурам приходится вести очень сложное семеноводство.

Успешное решение проблем закрепления гетерозиса коренным образом изменило бы практическое его использование в растениеводстве. У вегетативно размноженных растений это задача практически достигается путем размножения вегетативными органами (черенками, клубнями, луковичками и т.д.). У растений, размножающихся семенами, самым эффективным способом закрепления гетерозиса может стать апомиксис. При апомиксисе семена получают без оплодотворения из материнских диплоидных клеток.

Первая попытка теоретического объяснения гетерозиса была сделана американскими генетиками Г.Шеллом и Э.Истом в 1908г. Они

связывали проявление гетерозиса с гетерозиготным состоянием генотипа по многим локусам. Эта теория, правильно констатируя факты более высокой мощности и жизнеспособности гетерозиготных организмов и ослабление их у гомозиготных, не объясняла причин гетерозиса по существу. Поэтому она вскоре была заменена другими теориями, в которых давалось более конкретное объяснение причин гетерозиса с учетом накопленных экспериментальных данных. Это были теория взаимодействия благоприятных доминантных генов, кратко называемая теорией доминирования, и теория сверхдоминирования.

Теория доминирования в первоначальном варианте была выдвинута в 1908 г. Г. Давенпортом, но наиболее полно и убедительно основные положения ее сформировал американский генетик Д. Джонс в 1917 г. В основе теории доминирования лежат представления, по которым доминантность возникает в процессе эволюции: гены благоприятно действующие на рост и развитие организма становятся доминантными и полудоминантными, а гены действующие неблагоприятно – рецессивными.

Теория доминирования утверждает, что гетерозис связан с тремя эффектами действия доминантных генов: подавлением ими вредных рецессивных аллелей, аддитивным эффектом и неаллельным комплексным взаимодействием.

Теория сверхдоминирования объясняет эффект гетерозиса аллельным взаимодействием генов в гетерозиготном состоянии. Основу этой теории составляет положение о том, что в результате взаимодействия пары аллелей в гетерозиготном состоянии гибрид должен иметь большую мощность по сравнению с гомозиготными формами как по доминантным, так и по рецессивным генам ($AA < Aa > aa$). Предполагается, что доминантный и рецессивный гены в гетерозиготе выполняют несколько различающиеся функции и могут поэтому взаимно дополнять друг друга.

Однако гетерозис представляет собой настолько сложное биологическое явление, что трудно рассчитывать на возможность полного его объяснения теориями доминирования или сверхдоминирования.

Очевидно, более правильно рассматривать основные их положения как составные части единой генетической теории гетерозиса, учитывая, что гетерозис связан с различными видами аллельного и неаллельного взаимодействия генов.

Хромосомная теория наследственности установила ведущую роль ядра и находящихся в нем хромосом в явлениях наследственности. Но в то же время уже в первые годы формирования генетики как науки были известны факты, показывающие, что наследование некото-

рых признаков связано с нехромосомными компонентами клетки и не подчиняется менделевским закономерностям, основанным на распределении хромосом во время мейоза.

В 1908-1909 гг К.Корренс и одновременно независимо от него Э.Баур описали пестролистность у растений ночной красавицы и львиного зева, которая наследуется через цитоплазму. В последующие годы подобные наблюдения были сделаны на других объектах. Все они правильно использовались как примеры цитоплазматической наследственности, но тем не менее их долгое время рассматривали просто как отдельные отклонения от законов Г.Менделя. Поэтому клетку стали рассматривать как единую целостную систему, определяющую передачу и воспроизведение признаков в потомстве в результате взаимодействия компонентов ядра (генов хромосом) и цитоплазмы, что можно показать на примере приобретения ею способности к фотосинтезу.

Хлорофильные мутации наследуются, строго подчиняясь закономерностям Г.Менделя. Но аномальные (белые) пластиды могут образовываться в клетках, имеющих нормальный набор генов, и при хорошем освещении. Этот признак не наследуется по правилам Г.Менделя. При делении клетки, содержащей указанные аномальные пластиды, образуются дочерные клетки с такими же пластидами, но при скрещивании этот признак передается только по материнской линии, и следовательно, он связан не с хромосомами, а с цитоплазмой. Таким образом, важнейшее свойство клетки ее способность к фотосинтезу определяется взаимодействием генов хромосом, структурных элементов цитоплазмы и условий внешней среды.

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

Пластидная наследственность. Среди органоидов цитоплазмы генетическая непрерывность впервые была установлена для пластид. Электронно – микроскопическими и авторадиграфическими методами доказано существование в пластидах ДНК – содержащих областей. В них находятся специфические рибосомы. Зеленые пластиды обладают способностью синтезировать ДНК,РНК, белок.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). У многих видов растений с обоеполюми цветками и однодомных изредка встречаются единичные особи со стерильными мужскими генеративными органами. Такие факты были известны ещё Ч.Дарвину. Он их рассматривал как склонность вида переходит от однодомности к двудомности, которую в эволюционном отношении считал более совершенной. Та-

ким образом, формирование особей, имеющих мужскую стерильность, представляет собой естественное явление эволюционного процесса.

Мужскую стерильность в первые обнаружил К.Корренс в 1904 г. у огородного растения летний габер. 1932 г М.И.Хаджинов и одновременно независимо от него американский генетик М.Родс обнаружили мужские стерильные растения у кукурузы.

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

1). Мужские генеративные органы – тычинки – совершенно неразвиваются; подобное явление наблюдается у растений некоторых видов табака.

2). Пыльники в цветках образуются, но пыльца их нежизнеспособна: эта форма стерильности чаще всего встречается у кукурузы.

3). В пыльниках образуется нормальная пыльца, но они не растрескиваются и пыльца не попадает на рыльца: это очень редкое явление наблюдается иногда у некоторых сортов томата. Мужская стерильность генетически может обуславливаться генами стерильности ядра и взаимодействием ядерных генов и плазмогенов. В соответствии с этим различают два вида мужской стерильности: ядерную, или генную (гмс) и цитоплазматическую (ЦМС).

Под влиянием различных внешних условий в организме происходят специфические изменения компонентов цитоплазматической наследственности. Они могут существенно различаться между собой по устойчивости фенотипического проявления.

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

ВОПРОСЫ;

1. Что такое аутбридинг и инбридинг?
2. Что такое гетерозис?
3. Как закрепить гетерозис?
4. Достаточно ли велик гетерозисный эффект и рентабельно ли производство гибридных растений в сельском хозяйстве?
5. Каковы доказательства цитоплазматической наследственности?
6. Что такое цитоплазматическая мужская стерильность?
7. Каково биологическое значение цитоплазматической наследственности?

ТЕМА № 18. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ.

- План:**
- 1). Основные этапы онтогенеза.
 - 2). Генетическая программа индивидуального развития.

- 3). Дифференциальная активность генов.
- 4). О ненаследуемости приобретаемых организмами признаков в индивидуальном развитии.

Литература: 3, 5, 11, 12.

Индивидуальное развитие (онтогенез) является следствием и отражением длительного исторического процесса взаимосвязи организма с внешней средой. Этот процесс путем отбора закрепляется в гено типе организма. Таким образом, индивидуальное развитие осуществляется на основе гено типа в определенных условиях внешней среды.

В процессе онтогенеза происходит дифференциация клеток соматических тканей, при этом претерпевают изменения и теряют в большинстве случаев однородность их ядра и хромосомы.

В основе роста и индивидуального развития многоклеточного организма лежат митотические деления клеток. Митоз-деление равнонаследственное, и в силу этого клетки различных специализированных тканей организма (мозга и мышц, кожи, печени и др) должны обладать идентичными гено типами. Но в таком случае встает вопрос: каковы же могут быть генетические механизмы дифференцировки клеток и тканей в ходе онтогенеза? Ответить на этот сложный вопрос и должна онтогенетика. Генетика имеет свой подход к изучению наследственной деустерминации онтогенеза.

Исходным моментам генетического исследования онтогенеза является анализ действия гена на формирование признака в соответствии с принципами: один ген-один признак. Главной проблемой в изучении наследственных основ индивидуального развития является установление промежуточных звеньев в цепи ген-признак.

Онтогенез, несмотря на его целостность, складывается из последовательно проходящих морфологических и физиологических процессов. Онтогенез (от греч.ontos – существо, genesis – происхождение) яйцеклетки до его естественной смерти.Сигналом для начало деления воспроизводящей клетки и развития нового организма служит проникновение в яйцеклетку сперматозоида (спермия у растений) или действие какого – либо внешнего фактора.

Развитие любого организма можно разделить на четыре последовательно проходящих периода:

- 1.Эмбриональное развитие. Развитие нового организма начинается с момента оплодотворения. При этом ядро яйцеклетки сливается с ядром сперматозоида, материнские и отцовские хромосомы объединяются в одном общем ядре, и создается новый гено тип, на основе реализации которого происходит все дальнейшее развитие организма
2. Постэмбриональный период продолжается от рождения организма до наступления у него половой зрелости.
3. Зрелость и размножение.
4. Последний период т.е. старость заканчивается смертью организма.

Жизненный цикл покрытосеменного растения осуществляется в процессе формирования и развития органов, т.е. органогенез, когда последовательно реализуется наследственная информация, запрограммированная в генотипе растения. Основные этапы органогенеза следующие: зародыша, формирование семени, развитие почки, затем листа, корня, стебля и репродуктивных органов.

По современным представлениям, зигота содержит записанную в структуре молекул ДНК генетическую программу развития будущего организма. Генетическая программа- система дискретных наследственных единиц, генов, определяющая целостность, специфику и закономерную смену этапов развития организма от оплодотворенной яйцеклетки до взрослой особи. На основе взаимодействия ядра и цитоплазмы действующая на принципе обратных связей кибернетическая система регуляции осуществляет в онтогенезе наследственную программу развития организма.

Все клетки организма, в каких бы тканях и органах они не находились, содержат полный набор генов, такой же какой имела зигота. Но в каждой клетке действует только часть генов связанная с дифференциацией и функциями данного типа клеток. Одни гены функционируют во всех клетках (например, контролирующие дыхание, проницаемость мембран, синтез АТФ и ряд других общих свойств), другие только в некоторых из них. Каждая клетка характеризуется своим набором активных генов. Чем более специализированы клетки, тем меньше в них активных генов. В фенотипе проявляется только около 1% генетической информации. Остальные гены, происходящие от далеких предков, прочно заблокированы.

Но разные гены работают не только в различных клетках, но и в разное время, в разные периоды развития особи.

Образование в процессе развития из однородных клеток разнообразных по морфологическим признакам и функциям типов клеток, тканей и органов называется дифференциацией.

Дифференцированная клетка проявляет только небольшую часть содержащейся в ней информации, большая же часть ее подавлена. Но так как ДНК и гены во всех клетках одинаковы, их дифференциальная активность должна определиться каким-то другими механизмами, включение которых прямо с действием генов не связано. Такими механизмами дифференциальной активности генов являются: различия в структуре цитоплазмы, клеточная индукция и гармоны.

Генетическая информация в процессе развития организма реализуется в следующих последовательных и взаимосвязанных этапах:

1. Активация хромосом и генов под влиянием внутренних и внешних факторов дифференциации:

2. Образование хромосомных пуффов и синтез и-РНК на активированных генах:
3. Синтез специфических белков на матрицах и – РНК в рибосомах цитоплазмы.
4. Развитие дифференцированных клеток, признаков и свойств организма на основе преобразования белковых молекул в цепи сложных, последовательно связанных биохимических и морфофизиологических превращений.

Система регуляции активности генов во времени была открыта и изучена Ф.Жакобом и Ж.Моно на молекулярном уровне у бактерий. Эта система состоит из генов трех типов: нескольких структурных генов, ответственных за синтез белков-ферментов, гена-оператора и гена-регулятора. Ген-оператор и тесно сцепленные с ним и друг с другом структурные гены образует единицу, названную опереном. В одних случаях (индукция) ген-регулятор вырабатывает белок-репрессор, который присоединяется к гену-оператору и «запирает» оперен. Определенный метаболит по мере накопления в клетке соединяется с белком-репрессором и заставляет его отъединиться от гена-оператора: оперон начинает работать. В другом случае (репрессия) белок-репрессор в свободном состоянии не способен действовать на ген-оператор (оперон работает, белок синтезируется). И только метаболит присоединяясь к белку-репрессору, заставляет его блокировать оперен (синтез белка прекращается).

Описанный пример позволяет сделать предположение, что объединение в результате хромосомных перестроек оператора и структурных генов, принадлежащих к разным, может являться молекулярным механизмом эффекты положения гена.

Изменения в функционировании отдельных генов или их групп основаны на взаимоотношениях организма с внешней средой. Реакция организма со средой проявляется во включении или выключении в органах или тканях соответствующих биохимических процессов, основанных на деятельности генов.

Развитие признаков в каждом новом поколении организмов происходит заново на основе передачи наследственных молекулярных структур- генов. Но гены не представляют собой зачатков каких либо признаков. На их основе внутри клетки слагается особый молекулярный уровень биологической организации, отвечающий задачам функционирования и самовоспроизведения управляющих систем в виде генетического кода. Первичная структура ДНК, в которой записаны генетическая программа, генетический код, не испытывает изменений в процессе индивидуального развития и сохраняется на всех этапах онтогенеза. Ее в состоянии изменить только мутации структурных и регулярных генов.

Генетическая информация, генотип реализуется в фенотипе. Хорошо известно, что передача наследственной информации от гено-

типа к фенотипу, от гена к признаку осуществляется путем деления клеток и в процессе биосинтеза белков-ферментов посредством переноса и – РНК из ядра в цитоплазму. В то же время механизм передачи информации от фенотипа к генотипу, от признака к гену в онтогенезе не установлен.

Фенотипические изменения не могут соответственно изменить химию генов. Вот почему существующее среди некоторых ученых представление, что и изменение генотипа адекватно, соответственно воздействию условий внешней среды, неверно механизм обратной связи от фенотипа к генотипу, от признака к гену действует в филогенезе через отбор фенотипов, лучше приспособленных к данным внешним условиям.

ВОПРОСЫ:

1. Что лежат в основе роста и индивидуального развития организма?
2. Сколько этапов онтогенеза?
3. Что такое оперен?
4. Каковы функции гена-оператора?
5. Что такое репрессор и как действует ген-регулятор?
6. Какие особенности регуляции дифференциальной активности генов у эукариотов?