

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

Учреждение образования  
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Г. И. Таранухо, Г. И. Витко

# ГЕНЕТИКА

## Курс лекций

*Рекомендовано учебно-методическим объединением  
по образованию в области сельского хозяйства  
в качестве учебно-методического пособия  
для студентов учреждений высшего образования,  
обучающихся по специальности 1-74 02 01 Агрономия*

Горки  
БГСХА  
2018

УДК 631.523  
ББК 28.54+41.3я7  
Т19

*Рекомендовано методической комиссией  
агрономического факультета 26.09.2016 (протокол № 1)  
и Научно-методическим советом БГСХА 28.09.2016 (протокол № 1)*

Авторы:

доктор сельскохозяйственных наук, профессор *Г. И. Таранухо*;  
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Г. И. Витко*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор,  
главный научный сотрудник ГНУ «Институт генетики и цитологии»  
НАН Беларуси *И. А. Гордей*;  
доктор сельскохозяйственных наук,  
заместитель генерального директора РУП «НПЦ НАН Беларуси  
по земледелию» *Э. П. Урбан*

**Таранухо, Г. И.**

Т19 Генетика. Курс лекций : учебно-методическое пособие /  
Г. И. Таранухо, Г. И. Витко. – Горки : БГСХА, 2018. – 188 с. : ил.  
ISBN 978-985-467-779-8.

Изложен полный курс лекций по генетике в соответствии с учебной программой.

Для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по специальности 1-74 02 01 Агрономия.

УДК 631.523  
ББК 28.54+41.3я7

**ISBN 978-985-467-779-8**

© УО «Белорусская государственная  
сельскохозяйственная академия», 2018

## ВВЕДЕНИЕ

Развитие органического мира на Земле осуществляется благодаря наличию в природе трех основных движущих факторов эволюции, открытых Ч. Дарвином в процессе обоснования теории происхождения видов, к которым относятся наследственность, изменчивость и отбор.

*Наследственностью* называется процесс воспроизведения организмами сходных признаков и свойств в последующих поколениях. Однако при размножении организмов наряду с сохранением одних признаков могут сохраняться другие. Следовательно, с появлением новых поколений воспроизводится не только подобное, но возникает и новое. Таким образом, наследственность всегда сопровождается *изменчивостью*. Они проявляются в процессе размножения организмов совместно, как противоположные и неразрывно связанные между собой процессы.

Наука о наследственности и изменчивости живых организмов получила название **генетики** (от греч. *geneticos* – происхождение). Основной вклад в становление и развитие генетики внес Грегор Мендель, который в 1865 г. сделал доклад по материалам своих исследований о результатах изучения гибридов гороха в г. Брно (Чехия). Эти исследования показали, что наследственность делима (дискретна) и осуществляется на основе наследственных факторов (теперь называемых генами), которые в процессе слияния гамет и оплодотворения не растворяются, а наследуются независимо один от другого. Он разработал метод генетического анализа наследственности организмов, впервые применил методы математической статистики для изучения наследственности и установил основные закономерности характера наследования изучаемых признаков в виде числовых отношений расщепления гибридов в различных поколениях.

Официальной датой рождения генетики считается 1900 год, когда К. Корренс в Германии, Э. Чермак в Австрии и Г. де Фриз в Голландии независимо друг от друга на своих опытах с гибридами получили аналогичные результаты и переоткрыли закономерности наследования признаков, впервые установленные Г. Менделем.

За прошедший 150-летний период в результате активного изучения основных объектов генетики – наследственности и изменчивости организмов – разработаны и обоснованы методы исследований генетики как науки (гибридологический анализ, цитологический и онтогенетический методы), определена основная задача генетики – разработка

методики управления наследственностью и изменчивостью для создания нужных человеку исходных форм растений, животных и микроорганизмов.

В начале XX в. Г. де Фризом разработана теория мутаций, В. Иогансенем создана теория отбора чистых линий, Т. Морганом обоснована хромосомная теория наследственности. В 1920 г. Н. И. Вавилов открыл существование закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. На протяжении 1925–1928 гг. Г. Надсон, Г. Филиппов, Л. Стадлер, А. Сапегин, Л. Делоне и другие исследователи получили искусственные мутации под действием физических мутагенов у дрожжевых грибов, мухи дрозофилы, ячменя, кукурузы, пшеницы и предложили использовать радиационный мутагенез в качестве одного из методов получения нового исходного материала для селекции. В начале 30-х гг. прошлого столетия аналогичные результаты получили В. Сахаров, М. Лобашёв, И. Раппопорт, Ш. Ауэрбах и другие генетики при применении различных классов химических соединений, вызывающих наследственные изменения. Эти исследования позволили создать теорию физического и химического мутагенеза и разработать методики получения искусственных мутаций.

В 1944 г. О. Эвери доказал, что носителем наследственной информации является не белок, а дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Открытием огромной важности в генетике явилось обоснование Дж. Уотсоном и Ф. Криком модели строения молекулы ДНК в 1953 г. и расшифровка кода наследственности в виде нуклеиновых триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул.

В последующие годы в результате всестороннего развития общей генетики произошло обособление генетики растений, животных и микроорганизмов, молекулярной, популяционной и медицинской генетики. В данном учебном пособии основные генетические процессы и закономерности обоснованы на примерах растительных объектов.

# 1. ГЕНЕТИКА КАК НАУКА, ЕЕ ОБЪЕКТЫ, ЦЕЛИ, ЗАДАЧИ, МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

## 1.1. Краткая история становления и развития генетики

Генетика как любая другая наука имеет свои собственные объекты, специфические методы и определенные результаты исследований.

В качестве *объектов исследований* изучаются такие уникальные свойства живых организмов, как наследственность и изменчивость, являющиеся основными факторами естественной и искусственной эволюции органического мира, которые совместно с отбором лежат в основе происхождения видов и создания нового генетического материала, сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов в результате творческой деятельности человека.

*Цели и задачи исследований* генетики заключаются в изучении материальных основ наследственности, закономерностей проявления качественных и количественных признаков в поколениях гибридов и мутантов для создания нового генофонда.

В решение задач, стоящих перед генетикой, включены вопросы, связанные с хранением, передачей, реализацией и изменчивостью генетической информации на геномном, хромосомном и геномном уровнях.

Важным направлением в генетике на современном этапе является разработка приемов и методов использования достижений генетических исследований, установленных закономерностей проявления комбинационной и мутационной изменчивости при создании нового генофонда, более продуктивных сортов и гибридов сельскохозяйственных растений. Разработка методов управления наследственностью, изменчивостью и онтогенезом для получения нужных человеку форм растений, животных и микроорганизмов является главной задачей генетики и селекции.

Для решения стоящих перед генетикой проблем используются специальные методы исследований, среди которых основным является *метод гибридологического анализа*, позволяющий использовать системы скрещиваний для установления закономерностей наследования признаков и генетических различий между подобранными организмами. Этот метод основан на анализе числовых отношений в потомствах гибридов с применением математической статистики.

*Цитологический метод* исследований в III д а атд ¼

гут быть успешно выполнены при знании строения клетки, способов ее деления, строения ядра и клеточных структур, связанных с наследственным материалом. Благодаря генетическим исследованиям, проводимым на клеточном и внутриклеточном уровнях, возникла новая специальная наука под названием *цитогенетика*.

**Онтогенетический метод** используется для изучения характера проявления генотипа в зависимости от условий окружающей среды при индивидуальном развитии организмов (онтогенеза). Этот метод используется при изучении нормы реакции генотипов исходного материала на определенные факторы условий произрастания. Полученные данные успешно используются в селекции на экологическую адаптивность и стабильность.

Официальной датой рождения науки о наследственности и изменчивости, получившей впоследствии название **генетика**, считается 1900 г., когда К. Корренс, Э. Чермак и Г. де Фриз независимо один от другого переоткрыли закономерности наследования признаков в поколениях гибридов различных растений, которые были установлены и опубликованы Г. Менделем в 1865 г.

**Первый этап развития генетики** связан с утверждением таких открытий Г. Менделя, как принцип дискретности в передаче наследственного материала и метод гибридологического анализа. Большое значение для дальнейшего развития генетики имела выдвинутая Г. де Фризом теория мутаций, которые являются источником появления новых наследственных изменений и служат исходным материалом для отбора. В. Иогансен (1903) изучил эффективность проявления отбора в популяциях и чистых линиях фасоли, разработал и ввел в генетику такие важные термины, как ген, генотип, фенотип (1909).

В дальнейшем, на так называемом **втором этапе развития генетики**, исследования были связаны с установлением материальных основ наследственности, в результате которых у Т. Бовери, У. Сэттона и Э. Вильсона появилась возможность обосновать хромосомную теорию наследственности. Было показано, что между наследственными факторами и поведением хромосом при митозе и мейозе имеется определенная связь с образующимся поколением. Установлено, что наследственные факторы находятся в клетках. Многочисленные исследования Т. Моргана и его учеников позволили завершить работу над созданием хромосомной теории наследственности (1919–1925), согласно которой наследственные факторы (гены) находятся в хромосомах, расположены в линейном порядке и образуют столько групп сцепления, сколько

у данного вида имеется пар гомологичных хромосом; гены, находящиеся в одной группе сцепления, могут рекомбинироваться в процессе кроссинговера и менять свое местоположение в хромосоме.

К этому этапу относится открытие Н. И. Вавиловым закона гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов, послужившего биологической основой методов направленного получения мутаций (1920). Получение первых в мире экспериментальных мутаций у дрожжевых грибов под воздействием радиоактивных лучей радия Г. А. Надсоном и Г. С. Филипповым (1925), рентгеномутаций у ячменя и кукурузы Л. Стадлером (1928), серии полезных мутационных форм пшеницы и предложение радиационного метода для получения исходного материала для селекции (1928–1932) положило начало развитию *радиационной генетики*.

Значительный вклад в развитие популяционной и эволюционной генетики внес С. С. Четвериков (1926).

Основы химического мутагенеза заложили в начале 30-х гг. XX в. В. В. Сахаров и М. Е. Лобашёв. В 40-е и последующие годы советский генетик И. А. Раппопорт и английский генетик Ш. Ауэрбах открыли несколько классов химических мутагенов и супермутагенов, вызывающих наследственные изменения, и заложили основу теории химического мутагенеза.

На *третьем этапе развития генетики* американский генетик О. Эвери убедительно доказал в опытах по бактериальной трансформации, что основным материальным носителем наследственности являются не белки хромосомы, а ее ДНК (1944). В 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик создали модель строения молекулы ДНК, которая состоит из двух очень тонких длинных цепей, закрученных правильными витками вокруг оси в двойную спираль. Спустя несколько лет американский генетик А. Корнберг создал вирусную частицу, обладающую всеми свойствами естественных вирусов, а затем осуществил искусственный синтез ДНК в лабораторных условиях (1958). В 60-е гг. прошлого века был расшифрован код наследственности и состав нуклеиновых триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в белковые молекулы (М. Ниренберг, С. Очоа, Ф. Крик, 1961–1962). В эти же годы французские ученые Ф. Жакоб и Ж. Моно разработали теорию регуляции белкового синтеза и схему механизма генетического контроля синтеза ферментов. В дальнейшем выполнен искусственный синтез гена вне организма, установлена молекулярная природа мутаций, раскрыт механизм регуляции активности гена и действия генов в процессе индивидуального развития организма, установлены молекулярные основы

рекомбинаций и восстановления (репараций) первичных повреждений генетического материала, осуществлен искусственный синтез нуклеиновых кислот и белков.

На *современном этапе развития генетики* большое значение имеет введение понятий и разработка новых направлений генной и генетической инженерии, культуры пыльников, гибридизации соматических клеток, эмбриокультуры, культуры клеток и тканей и других биотехнологических методов.

Значительный вклад в генетику внесли и продолжают вносить белорусские исследователи А. Р. Жебрак, П. Ф. Рокицкий, Н. В. Турбин, Л. В. Хотылева, Н. А. Картель и другие известные ученые. Большое значение имеют генетические исследования прикладного характера А. В. Кильчевского, Г. И. Тарануха, И. А. Гордея.

Достижения генетики и раскрытие молекулярных основ наследственности выдвигают генетику на передовые позиции среди таких наук, как биохимия, биофизика, цитология, физиология, эволюционная теория, селекция и семеноводство, растениеводство и др.

Генетические исследования в настоящее время интенсивно проводятся на молекулярном, клеточном, организменном и популяционном уровнях.

На *молекулярном уровне* основными объектами являются нуклеиновые кислоты, особенно ДНК. Открытие ведущей роли ДНК в сохранении, реализации и передаче генетической информации позволило проводить молекулярный анализ структуры гена, изучить его функции, возможность синтезировать гены и получать рекомбинантные формы.

На *клеточном уровне* особое внимание уделяют изучению структур клеток, числа, размеров и форм хромосом, их структуры и функций, идентификации хромосом различными методами цитогенетического анализа.

На *организменном уровне* исследования проводятся методом гибридологического (генетического) анализа, включающего систему скрещиваний и тщательное изучение закономерностей наследования признаков в первом, втором и последующих поколениях гибридов.

*Гибридологический анализ в сочетании с мутагенезом, анеуплоидией и кроссинговером* дает возможность установить локализацию местонахождения гена в соответствующей хромосоме и определить частоту проявления признака в популяции.

*Использование статистического анализа методом хи-квадрат ( $\chi^2$ )* позволяет определить соответствие полученных экспериментальных данных теоретически ожидаемым результатам согласно выставленной гипотезе.

## 1.2. Наследственность и изменчивость, формы их проявления

Наследственность и изменчивость всегда находятся в тесной взаимосвязи между собой, постоянно сопутствуют друг другу и проявляются в процессе размножения организмов совместно. Наряду с сохранением одних признаков, другие изменяются. В результате такого процесса воспроизводятся не только имеющиеся признаки, но и возникают новые.

**Наследственность** – это уникальное свойство живых организмов сохранять и передавать признаки и свойства особенностей развития следующему поколению. Наследственность связана с главным структурным компонентом клетки – ядром, с расположенными в нем хромосомами и локализованными в них генами (геном), а также с генами пластид, митохондрий и матрикса цитоплазмы (плазмы), так как характер развития и формирования каждого признака и свойства конкретной особи в условиях окружающей среды определяется соответствующей генетической информацией, закодированной в ее генотипе.

**Наследование** – это процесс, в результате которого все формы живых организмов воспроизводят себе подобных. Наследование происходит по типу доминирования, кодоминирования, сверхдоминирования, неполного доминирования и взаимодействия генов.

**Наследуемость** – это доля фенотипического проявления признака или свойства, обусловленная генетическими различиями. Наследуемость показывает степень признака, перешедшего от родителей к потомкам, и выражается отношением аддитивной генетической варiances к общей фенотипической варiances ( $V_g:V_p$ ). Признаки с высокой наследуемостью хорошо поддаются действию отбора и могут использоваться в качестве доноров и источников.

**Изменчивость** является одним из основных факторов эволюции органического мира и характеризуется как способность живых существ реагировать на воздействия окружающей среды морфологическими изменениями. Изменчивость – это всеобщее свойство организмов, один из ведущих факторов эволюции, который обеспечивает приспособляемость организмов и лежит в основе естественного отбора, создает исходный материал для искусственного отбора в процессе проведения селекционной работы человеком.

Изменения в организмах происходят в различных направлениях и затрагивают все без исключения признаки и свойства. В связи с многообразием проявления формообразовательного процесса изменчивость

классифицируется в зависимости от наследования возникающих признаков, условий возникновения, значимости места и органов, претерпевших изменения.

Изменчивость прежде всего подразделяется на следующие типы:

- наследственная (генотипическая);
- ненаследственная (фенотипическая, модификационная).

**Генотипическая изменчивость** связана с изменением генетической информации в генах, хромосомах и геномах организмов, которая передается следующим поколениям. Этот вид изменчивости подразделяется на комбинационную, рекомбинационную и мутационную изменчивости, которые возникают в результате перекомбинаций генов и признаков в поколениях гибридов; рекомбинаций генов при изменении групп сцепления в результате кроссинговера, когда происходит взаимный обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами в мейозе; изменения структуры генов, размеров и формы хромосом; увеличения или уменьшения числа хромосом в геноме определенного вида при мутациях.

**Фенотипическая изменчивость** проявляется в результате взаимодействия генотипа с условиями окружающей среды без изменения генотипа в пределах его нормы реакции. Фенотипические изменения, проявляющиеся в виде модификаций, морфозов и фенокopies, не передаются следующим поколениям, т. е. являются ненаследственными. Наследственной является лишь норма реакции генотипа, которая может повторяться в следующем поколении только при идентичных условиях выращивания потомства.

### **1.3. Особенности передачи наследственной информации и ее механизмы при бесполом и половом размножении**

Передача наследственной информации о признаках и свойствах организмов из поколения в поколение осуществляется при их размножении, которое является необходимым условием сохранения и существования любого вида растений и животных.

При огромном разнообразии форм размножения организмов все они могут быть подразделены на бесполое и половое типы (рис. 1).

При **бесполом размножении** воспроизведение потомства происходит от одной родительской особи путем образования спор или с помощью вегетативных органов. У таких растений, как грибы, папоротники и хвощи, размножение происходит с помощью спор, которые представляют собой одноклеточные образования, формирующиеся в спорангиях.

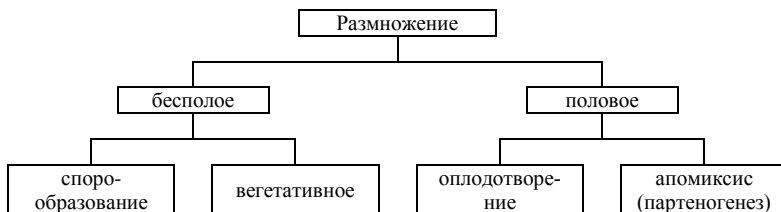


Рис. 1. Основные типы размножения

При вегетативном размножении новые растения вырастают из отделившихся от материнских особей участков тела – корней, стеблей, листьев, клубней, луковиц, усов, черенков и других вегетативных органов. Примерами могут служить многолетние травы, которые размножаются корневищами, корневыми отпрысками; картофель и топинамбур – клубнями; лук, чеснок, гладиолусы, тюльпаны, нарциссы – луковицами; земляника, лютик едкий, клевер ползучий – усам. Размножаются растения также черенками, отводками, глазками, листьями – яблоня, груша, смородина, бегония и другие плодовые, ягодные, цветочные и декоративные растения.

При **половом размножении** потомство образуется от двух родительских особей, каждая из которых формирует половые клетки (гаметы). В процессе оплодотворения мужские и женские половые гаметы сливаются между собой и образуют оплодотворенную яйцеклетку (зиготу). У самоопыляющихся растений благодаря обоеполым цветкам в половом размножении участвует одна особь.

Особую форму полового размножения представляет партеногенез, или девственное размножение.

У растений развитие зародыша без слияния половых клеток получило название **апомиксиса** (от греч. *apo* – частица отрицания и лат. *mixis* – смешение). Апомиксис может проявляться в виде *апоспории* (развитие организма из вегетативной клетки), *адвентивной эмбрионии* (развитие организма из клетки зародышевого мешка) и *партеногенеза* (развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки).

При половом размножении на основе самоопыления половые клетки гомозиготных организмов имеют одинаковую генетическую информацию, поэтому их потомство будет единообразным как по фенотипу, так и по генотипу. При перекрестном опылении половые клетки родителей будут генетически разными, поэтому потомство будет представлять генетически разнообразную популяцию.

## Вопросы для самоконтроля

1. Генетика как наука и ее связь с другими науками.
2. Объекты изучения генетики.
3. Цели, задачи и методы генетики.
4. Открытия Г. Менделя и их переоткрытие на первом этапе зарождения генетики.
5. Открытия, сделанные на втором этапе становления генетики.
6. Открытие ДНК в качестве материального носителя наследственности и разработка модели строения ее молекулы на третьем этапе развития генетики.
7. Современный этап развития генетики и разработка методов генной инженерии, эмбриокультуры, соматической гибридизации, культуры клеток и тканей.
8. Формы проявления наследственности. Понятия наследственности, наследования и наследуемости.
9. Формы проявления изменчивости.
10. Особенности передачи наследственной информации при бесполом и половом размножении.

## 2. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

### 2.1. Клеточные и неклеточные формы организации живого

**Клетка** – основная структурная, функциональная и генетическая единица организации живого, элементарная живая система.

Исследование клетки стало возможным после изобретения светового микроскопа в 1590 г. В результате была создана клеточная теория (1838–1839).

Основные положения клеточной теории сформулированы П. Ф. Горяниновым (1834), М. Шлейденом (1838), Т. Шванном (1839), Р. Вирховым (1858). Согласно этим положениям:

– все организмы состоят из одинаковых структурных единиц – клеток;

– клетки растений и животных сходны по строению;

– всякая клетка происходит из другой клетки в результате деления.

Основными формами организации жизни являются:

– организмы, не имеющие клеточного строения (вирусы и фаги);

– организмы, имеющие клеточное строение (животные, растения, грибы и бактерии).

Вирусы и фаги являются неклеточными формами жизни. Они обладают наследственностью, не имеют обмена веществ и не способны самостоятельно размножаться.

Типы клеточных форм жизни по степени сложности их организации подразделяются на прокариоты и эукариоты.

**Прокариоты** (бактерии, сине-зеленые водоросли) – доядерные организмы, имеющие клетки небольших размеров, лишенные ядерной мембраны, образующие так называемый нуклеоид; четко отграниченных мембранами органоидов не содержат.

Генетическая информация у них содержится в единственной лишенной белков-гистонов хромосоме. Эта хромосома, состоящая из замкнутой в виде кольца двойной цепи ДНК, непосредственно включена в цитоплазму, образуя с ней единый протопласт. Прокариоты не имеют митотического аппарата и ядрышек. Они отличаются огромным биохимическим разнообразием, быстрым ростом и частой сменой генераций (поколений).

**Эукариоты** (животные, растения, грибы, простейшие и другие виды водорослей) – ядерные организмы, имеющие четко выраженные ядрышки, митохондрии, хлоропласты и другие органоиды. У них сильно развита сеть внутренних биологических мембран. Клетки эука-

риот наделены рядом сложных трансформирующих энергию систем и имеют совершенный митотический аппарат. Хромосомы у них состоят из ДНК и белков-гистонов.

## **2.2. Строение растительных клеток и функции органоидов цитоплазмы**

Клетка является наименьшей структурной составляющей организма, в которой сосредоточены все проявления жизни. Она способна расти, отвечать на раздражения, усваивать вещества из внешней среды. Клетка дышит, размножается, синтезирует белки, нуклеиновые кислоты, жиры, углеводы и другие вещества.

Живой организм состоит из клеток, поэтому все процессы жизнедеятельности происходят в его клетках или через них непосредственно. Однако это не значит, что многоклеточный организм представляет собой простую сумму слагающих его клеток. Наоборот, растение или животное является единым организмом, в котором все органы и ткани взаимосвязаны и взаимообусловлены в процессе всей жизнедеятельности.

Клетки у различных многоклеточных высших растений и даже в пределах одного растительного организма весьма разнообразны (разнокачественны) по структуре, форме, размерам и выполняемым функциям. Такая разнокачественность, дифференциация и специализация клеток обуславливается функциями тех организмов, в состав которых они входят (ассимилирующая, проводящая ткань, клетки корневой системы, репродуктивных органов, кладовых запасных питательных веществ и т. д.), возрастом, физиологическим состоянием клеток и всего растительного или животного организма. В основе организации высших растений и животных лежит принцип специализации клеток, согласно которому любая клетка в организме выполняет не все присущие ей функции, а определенные, специфические, но более совершенно и полно.

Клетки верхушки побега и кончика корня не дифференцированы и наиболее интенсивно делятся, за счет чего происходит рост организма в длину. В активно делящихся клетках отложения питательных веществ не происходит.

Клетки покровных тканей листа, стебля служат для защиты внутренних, более нежных тканей от механических повреждений и высыхания, выполняют выделительную функцию и осуществляют газообмен с окружающей средой. Клетки покровных тканей корней (осо-

бенно корневых волосков) поглощают воду с минеральными веществами, своими выделениями способствуют растворению плохорастворимых веществ в обычной воде, защищают внутренние ткани от повреждений.

Клетки механической ткани (колленхима, склереиды, лубяные и древесинные волокна) способствуют противодействию излому или разрыву растения или отдельного его органа. Анатомическое изучение качества и количества лубяных волокон у прядильных культур имеет прямое значение в селекционной работе.

Клетки листа содержат большое количество хлоропластов, способны осуществлять такую важнейшую функцию живого, как превращение солнечной энергии в органическое вещество (углеводы) в результате фотосинтеза.

Всем известны такие вместилища запасных питательных веществ, как плоды, семена, корни, клубни и другие органы растения, в которых своеобразными кладовыми являются их специализированные клетки. Ради этих органов человек культивирует большинство полевых, овощных и плодово-ягодных культур, поэтому агроном и особенно селекционер должен в первую очередь акцентировать внимание на выявлении закономерностей и условий формирования клеток этих тканей в своей агрономической и селекционно-генетической работе.

Исключительно большой интерес в изучении представляют половые клетки, с помощью которых осуществляется наследственная преемственность из поколения в поколение, поддерживается определенное количество хромосом, характерное для данного вида. В результате оплодотворения зарождается новый организм, несущий наследственные особенности обоих родителей. Изучение всех процессов – от образования археспориальной ткани до образования плодов и семян – по своему значению, объему и глубине занимает особое положение и даже выделяется в особую науку – *эмбриологию*.

Следовательно, высшее растение, с чем приходится постоянно иметь дело специалисту сельского хозяйства, представляет собой сложный организм с четкой дифференциацией клеток, органов и тканей, выполняющих различные жизненные функции.

Разнообразие клеток выражается не только в функциональной деятельности, но и в форме, размерах и ряде других качественных и количественных показателей.

Несмотря на то, что даже в пределах одного растительного организма нет двух идентичных клеток в силу их исключительного разнообразия по функциональным, морфологическим, физико-химическим

и физиологическим особенностям, существует ряд признаков и свойств, общих для всех клеток, общие черты их организации.

Все клетки имеют оболочку или плазматическую мембрану. Все содержимое клетки называется **протоплазмой**, которая делится на цитоплазму и ядро (рис. 2).

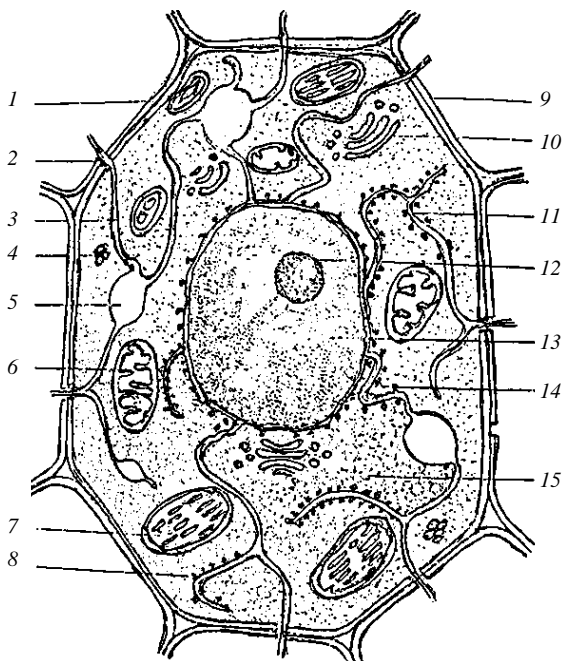


Рис. 2. Строение растительной клетки:

- 1 – алейроновое зерно с кристаллом белка; 2 – поры в клеточной оболочке; 3 – амилопласт с крахмальным зерном; 4 – капельки жира; 5 – вакуоль; 6 – митохондрии; 7 – хлоропласты; 8 – рибосомы; 9 – оболочка клетки; 10 – аппарат Гольджи; 11 – эндоплазматическая сеть; 12 – ядрышко; 13 – ядро; 14 – ядерная оболочка; 15 – основа цитоплазмы (матрикс)

В состав цитоплазмы входят ее основа (матрикс), органоиды и включения. К органоидам растительной клетки относятся митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть, вакуоли, аппарат Гольджи, рибосомы (рис. 3).

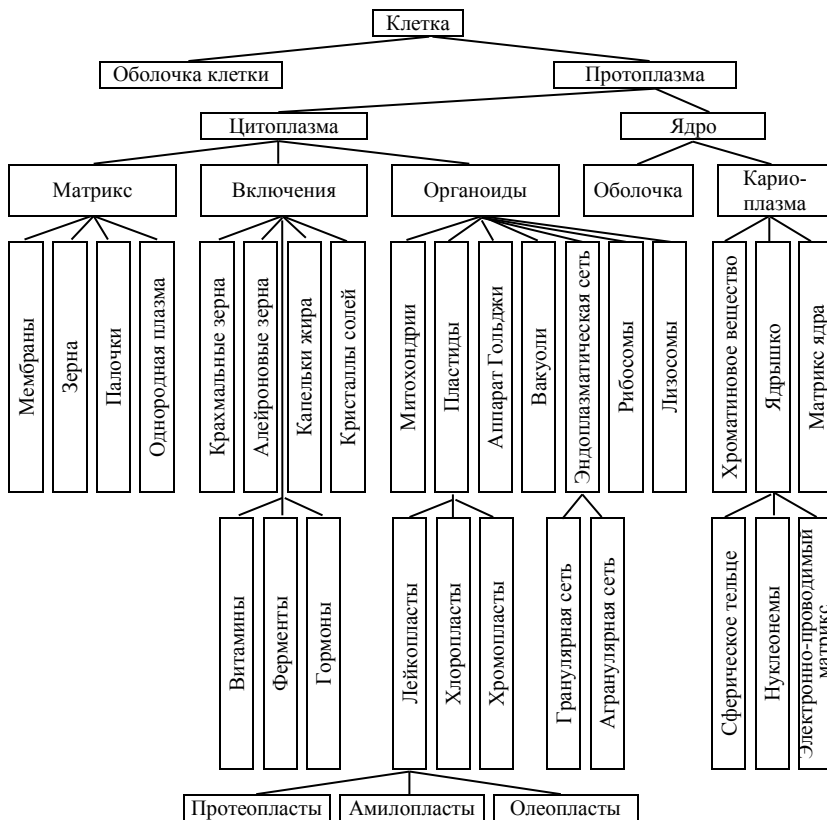


Рис. 3. Схема систематизации составных компонентов клетки (ориг.)

В *митохондриях* осуществляется окисление углеводов, ряда аминокислот, жирных кислот, окислительное фосфорилирование, перенос энергии на систему аденозинтрифосфата (АТФ) и использование энергии АТФ после его распада на механическую, химическую, осмотическую и другие работы. Благодаря этому митохондрии являются энергетическими пунктами, где вырабатывается энергия, необходимая для осуществления физико-химических и физиологических процессов в клетке. В митохондриях имеют место рибосомальные структуры, содержащие РНК и ДНК, благодаря наличию которых митохондрии являются генетическими структурами, обеспечивающими проявление нехромосомной наследственности (рис. 4).

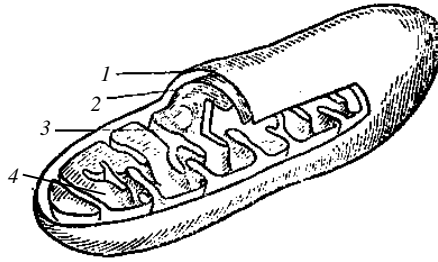


Рис. 4. Схема строения митохондрии:  
 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана;  
 3 – криста; 4 – матрикс митохондрии

**Хлоропласты** являются наиболее распространенными окрашенными пластидами в надземных частях растения. Основным химическим веществом их является хлорофилл, распределяющийся в гранах. Эти органоиды богаты также пигментами каротиноидами (каротином и ксантофиллом), сопутствующими хлорофиллам. Благодаря наличию хлорофилла хлоропласты при участии световой энергии осуществляют первичный синтез углеводов в зеленых листьях и других частях растения в процессе фотосинтеза. Кроме хлорофилла в матриксе хлоропластов имеются капельки жира, крахмальные зерна и рибосомальные структуры, содержащие РНК и ДНК – носители наследственной информации, которые передаются из поколения в поколение через цитоплазму по материнской линии (рис. 5).

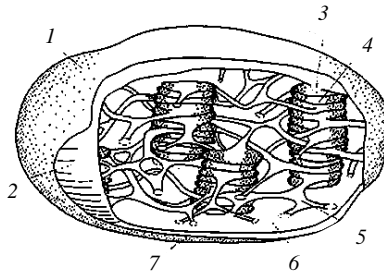


Рис. 5. Схема строения хлоропласта:  
 1 – внешняя мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – грана; 4 – тилакоид грана;  
 5 – межгранный тилакоид; 6 – строма;  
 7 – межмембранное пространство

Хлоропласты содержат витамины А и С, микроэлементы, железо, медь, цинк, марганец. Из хлоропластов и пропластид образуются **хромопласты**. Это явление наблюдается осенью, когда зеленые листья превращаются в желтые, золотистые, красные; зеленые плоды томатов, перца, рябины, шиповника, яблонь, груш, вишни, ягодников – из зеленых в ярко-красные, оранжевые, золотисто-желтые и другой близкой к ним окраски различной выразительности.

**Лейкопласты** являются неокрашенными пластидами (органоидами), широко распространены по всем видам тканей и органов растения. В зависимости от специализации деятельности лейкопласты подразделяются на *амилопласты* (образование вторичного крахмала), *протеопласты* (синтез запасного белка) и *олеопласты* (образование и накопление жира).

**Аппарат Гольджи** является также обязательным компонентом цитоплазмы клетки. В большом количестве его можно обнаружить в молодых клетках растений. Он представляет собой совокупность отдельных субмикроскопических уплощенных мешочков (диктиосом), образованных липопротеидными мембранами. Наиболее вероятным является предположение об участии его в образовании оболочки клетки и вакуолей.

**Вакуоли** достигают наибольшего развития в клетках высших растений. Иногда они могут занимать почти всю клетку. Вакуоли представляют собой расширенные цистерны, образованные тончайшей оболочкой и заполненные клеточным соком, где в растворенном виде находятся различные минеральные соли, углеводы, пигменты, аминокислоты, яблочная, лимонная, щавелевая кислоты, дубильные вещества, алкалоиды, витамины, ферменты, гормоны и другие органические соединения. Сложный состав сока вакуолей обуславливает осмотическое давление и обеспечивает проявление сосущей силы клетки. От состояния вакуолей зависит тургор и плазмолиз клетки.

**Эндоплазматическая сеть** цитоплазмы представляет собой разветвленную сеть каналов, каналец, цистерн и т. д., образованных из липопротеидных мембран. Она выполняет роль циркуляционного аппарата, по сложной системе канальцев которого непрерывно происходит передвижение различных веществ, возникающих в процессе жизнедеятельности клетки и при межклеточном обмене. Различают шероховатую (гранулярную) и гладкую (агранулярную) эндоплазматическую сеть. Кроме циркуляции веществ в клетке и обмена ими между клетками, эндоплазматическая сеть играет важную роль в синтезе белков, липидов и углеводов.

**Рибосомы** являются центром биологического синтеза белка, строящегося по информации дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) при непосредственном участии информационной рибонуклеиновой кислоты (и-РНК), транспортной рибонуклеиновой кислоты (т-РНК) и рибосомальной рибонуклеиновой кислоты (р-РНК). Рибосомы распределяются по всей цитоплазме, но в наибольшем количестве располагаются на поверхности мембран гранулярной эндоплазматической сети, где происходит главный жизненно важный генетический процесс по реализации наследственной информации при синтезе запрограммированных видоспецифических белков, через которые проявляются определенные признаки и свойства организма.

**Лизосомы** также относятся к органоидам клетки. Они представляют собой мельчайшие мешочки, заполненные соком с гидролитическими ферментами, способными активно переваривать большинство сложных компонентов (протеины, нуклеиновые кислоты, полисахариды). Лизосомы в основном выполняют роль пищеварительного тракта в клетке.

Кроме вышеперечисленных обязательных структур клетки – органоидов, в цитоплазме содержатся различные вещества временного и необязательного характера, которые называются включениями. Наибольший интерес и практическое значение представляют собой включения типа запасных питательных веществ, такие как крахмальные зерна, капельки жира, отложения белковых веществ, минеральные соли, витамины, алкалоиды и другие органические соединения.

### **2.3. Роль ядра в сохранении и передаче наследственной информации**

**Ядро** является важнейшим и постоянным компонентом во всех клетках растений и животных. Термин «ядро» впервые был применен в 1831 г. английским ученым Р. Броуном. Так им были названы шаровидные образования в клетках растений семейства Орхидные.

Ядро клетки состоит из двухслойной ядерной мембраны, кариоплазмы, хроматина и ядрышек. В основном в составе клетки эукариот имеется одно ядро. Но существуют клетки, не имеющие ядра (эритроциты), а также клетки, имеющие несколько ядер (клетки, образующие ткань поперечнополосатых мышц).

Ядро выполняет основные функции регулирования всех процессов жизнедеятельности клетки, сохранения наследственной информации и передачи ее дочерним клеткам.

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

В опытах Б. Л. Астаурова у тутового шелкопряда убивали ядро яйцеклетки высокой температурой, а затем производили «оплодотворение». Два сперматозоида, проникшие в яйцеклетку с убитым ядром, сливались между собой, давая начало особям с исключительно отцовскими признаками (так как информация внесена только ядрами сперматозоидов).

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

После доказательства роли ядра в передаче наследственных признаков была сформулирована ядерная теория. В дальнейшем была разработана хромосомная теория наследственности, доказывающая, что наследственные факторы локализованы в хромосомах.

Наряду с ядерной (хромосомной) наследственностью существует цитоплазматическая (нехромосомная) наследственность, обусловленная наличием генов в органоидах (митохондриях, хлоропластах и некоторых других), находящихся в цитоплазме клетки и способных независимо от клеточного ядра синтезировать необходимые им белки.

## 2.4. Хромосомы как материальная основа наследственности. Кариотип

В каждом организме есть материальные основы наследственности, или генетические структуры. Материальными носителями наследственности являются хромосомы, которые впервые были открыты русским цитологом И. Д. Чистяковым в 1872 г. в виде заметных внутриядерных структур, фигурирующих в процессе деления растительных клеток. Впоследствии в 1888 г. немецкий ученый В. Вальдейер наблюдал хромосомы во время изучения деления клетки, когда в ядре были видны в световой микроскоп хорошо окрашивающиеся основными красителями небольшие тельца, названные им хромосомами (от греч. *chroma* – цвет и *soma* – тело).

Хромосомы являются наиболее важными компонентами ядра, играющими важную роль в явлениях наследственности. Они хорошо видны под световым микроскопом во время деления клеток, различаются по размерам и форме (рис. 6). Большинство хромосом имеют первичную перетяжку, которая разделяет хромосому на два плеча и получила название *центромеры*. Центромера в каждой хромосоме занимает строго определенное место и играет основную роль в перемещении хромосом при делении ядра. В зависимости от места нахождения центромеры хромосомы подразделяются на *равноплечие* (метацентрические), *неравноплечие* (субметацентрические) и *головчатые* (ацентрические), у которых центромера находится возле одного из концов. Некоторые хромосомы имеют и вторичную перетяжку, которая располагается, как правило, вблизи дистального конца хромосомы и отделяет небольшой ее участок, называемый *спутником*. В месте расположения вторичной перетяжки образуется ядрышко, поэтому она получила название *ядрышкового организатора*.

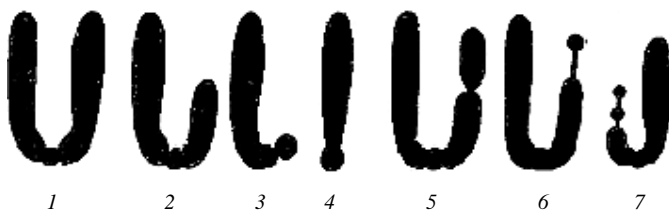


Рис. 6. Типы хромосом:  
1 – равноплечие (метацентрические); 2–3 – неравноплечие (субметацентрические);  
4 – палочкообразные; 5 – со вторичной перетяжкой; 6–7 – спутничные

Кариотип каждого вида растений отличается не только по количеству хромосом, но и по форме, размерам и морфологии их. По химическому составу хромосомы состоят из ДНК (40 %) и белков (60 %), из которых около 60 % приходится на гистоны.

Внутреннее строение хромосом очень сложное. При исследовании под световым микроскопом метафазной хромосомы установлено, что она состоит из двух спирально закрученных и располагающихся параллельно оси хромосомы хроматид, которые после деления становятся самостоятельными дочерними хромосомами (рис. 7).

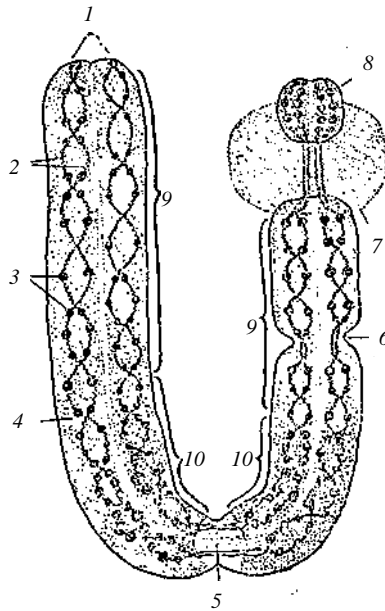


Рис. 7. Строение метафазной хромосомы:  
 1 – хроматиды; 2 – хромонемы;  
 3 – хромомеры; 4 – матрикс; 5 – первичная перетяжка с центромерой; 6 – вторичная перетяжка; 7 – ядрышко; 8 – спутник;  
 9 – эухроматиновые участки;  
 10 – гетерохроматиновые участки

В свою очередь, каждая хроматида состоит не менее чем из двух хромонем, представляющих собой двойную спираль нуклеопротеид-

ных нитей. Хромонемы являются основой хромосом. По всей их длине неравномерно распределяются четко выраженные утолщения, называемые хромомерами. Отдельные участки хромосом различаются между собой степенью закрученности хромонем, количеством и размерами хромонем, что обуславливает различную степень их окрашивания.

В период деления клетки центромера играет весьма важную роль. Она определяет всю динамику хромосом в период деления. Ахроматиновая нить прикрепляется только к центромере и тянет хромосому к полюсу клетки. При разрывах хромосом на фрагменты без центромер эти фрагменты не отходят к полюсу и вызывают различного рода аномалии в клетке. На всем протяжении жизни клетки – от деления до деления происходит цикл преобразования хромосом, заключающийся в спирализации, деспирализации и репродукции хромосом.

Число хромосом в соматических клетках диплоидное ( $2n$ ), в половых – гаплоидное ( $n$ ). В диплоидном наборе хромосомы представлены парами. Любой хромосоме в нем, за исключением половых, соответствует точно такая же по размеру и форме хромосома. Такие соответствующие друг другу, или парные, хромосомы называют **гомологичными**.

Каждый вид растительных и животных организмов характеризуется определенным постоянным числом хромосом, содержащихся в ядрах соматических клеток (табл. 1).

Таблица 1. Диплоидный набор хромосом некоторых видов растений

Вид	Число хромосом ( $2n$ )
Пшеница мягкая ( <i>Triticum aestivum</i> )	42
Пшеница твердая ( <i>Triticum durum</i> )	28
Пшеница однозернянка ( <i>Triticum monococcum</i> )	14
Ячмень посевной ( <i>Hordeum sativum</i> )	14
Рожь диплоидная ( <i>Secale cereale</i> )	14
Рожь тетраплоидная ( <i>Secale cereale tetra</i> )	28
Овес посевной ( <i>Avena sativa</i> )	42
Овес бородачатый ( <i>Avena barbata</i> )	28
Овес песчаный ( <i>Avena strigosa</i> )	14
Просо обыкновенное ( <i>Panicum miliaceum</i> )	36
Кукуруза ( <i>Zea mays</i> )	20
Горох посевной ( <i>Pisum sativum</i> )	14
Бобы кормовые ( <i>Vicia faba</i> )	12
Вика посевная ( <i>Vicia sativa</i> )	12
Люпин желтый ( <i>Lupinus luteus</i> )	52
Люпин белый ( <i>Lupinus albus</i> )	50
Люпин многолетний ( <i>Lupinus polyphyllus</i> )	48

Вид	Число хромосом (2n)
Люпин узколистный ( <i>Lupinus angustifolius</i> )	40
Соя обыкновенная ( <i>Glycine soja</i> )	40
Фасоль обыкновенная ( <i>Phaseolus vulgaris</i> )	22
Гречиха культурная ( <i>Fagopyrum esculentum</i> )	16
Картофель ( <i>Solanum tuberosum</i> )	48
Папс ( <i>Brassica napus oleifera</i> )	38
Свекла корнеплодная ( <i>Beta vulgaris</i> )	18
Томат ( <i>Lycopersicum esculentum</i> )	24
Лук репчатый ( <i>Allium cepa</i> )	16
Яблоня ( <i>Malus domestica</i> )	34
Груша ( <i>Pyrus communis</i> )	34
Вишня ( <i>Prunus cerasus</i> )	32
Смородина ( <i>Ribes nigrum, rubrum</i> )	16

В хромосомах линейным порядком расположены гены. В гомологичных хромосомах каждый ген представлен дважды – по одному в каждой хромосоме в одном и том же участке (локусе) хромосомы.

**Ген** – это участок молекулы ДНК, содержащий информацию о строении РНК или полипептида.

Связь между генами, находящимися в хромосомах, и проявлением признаков можно представить следующим образом: хромосома → ДНК → РНК → белок → признак.

При классификации генов их подразделяют на ядерные и цитоплазматические (плазмогены), которые, в свою очередь, делятся на митохондриальные и пластидные. По расположению в хромосомах гены подразделяют на **аллельные** и **неаллельные**. Аллельные гены расположены в одинаковых (гомологичных) хромосомах, неаллельные – в разных (негомологичных) хромосомах или в гомологичных хромосомах, занимающих различное местоположение. По силе проявления они могут быть доминантными и рецессивными. Доминантные гены (А) проявляются в первом поколении гибридов (F<sub>1</sub>) и обеспечивают единообразие этого поколения, рецессивные гены (а) в F<sub>1</sub> находятся в скрытом состоянии и проявляются во втором поколении гибридов (F<sub>2</sub>) при расщеплении согласно второму закону генетики в определенном соотношении.

Организм может иметь гены в **гомозиготном состоянии** (АА, аа), когда в аллельной паре находятся одинаковые гены, или в **гетерозиготном состоянии** (Аа), когда в аллельной паре находятся доминантные и рецессивные гены.

Свойства и особенности гена заключаются в том, что он действует в системе целостного генотипа на протяжении всей жизни, оказывает влияние на развитие признаков, сохраняет и передает генетическую информацию из поколения в поколение, может изменяться (мутировать).

## 2.5. Типы деления соматических и половых клеток

В природе существуют следующие типы деления клеток:

- митоз – непрямоe деление соматических клеток тела ( $2n$ );
- амитоз – прямоe деление путем перетяжек клеток запасющих и специализированных тканей;
- мейоз – редукционное деление клеток при образовании половых гамет ( $n$ );
- эндомитоз – внутриядерное деление с удвоением числа хромосом ( $4n$ ).

В 1874 г. профессор Московского университета И. Д. Чистяков опубликовал работу о сложном («непрямом») делении клеточного ядра у растений. В 1875 г. это же явление было описано немецким ботаником Э. Страсбургером. В 1882 г. В. Флемминг предложил непрямоe деление клетки называть митозом, который лежит в основе бесполого (вегетативного) размножения и роста организмов.

**Митоз** (от греч. *mitos* – нить), или непрямоe деление клетки, представляет собой непрерывный процесс, в результате которого происходит сначала удвоение материальных основ наследственности (хромосом, в том числе генов), а затем точное равномерное распределение между двумя дочерними клетками наследственной информации, закодированной в молекулах ДНК.

Биологическое значение митоза заключается в том, что в результате этого типа деления образуется относительно однородное потомство, происходит рост и развитие организма, осуществляется омоложение клеток и тканей. Митоз лежит в основе бесполого (вегетативного) размножения организмов.

Деление клеточного ядра путем митоза влечет за собой деление всей клетки. Этот процесс называется цитокинезом. В течение митоза ядро проходит четыре фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу*, *телофазу*. Состояние клетки между двумя митозами называется *интерфазой*. Период от одного деления до другого и совокупность процессов, происходящих при этом, называется *митотическим циклом* (рис. 8).

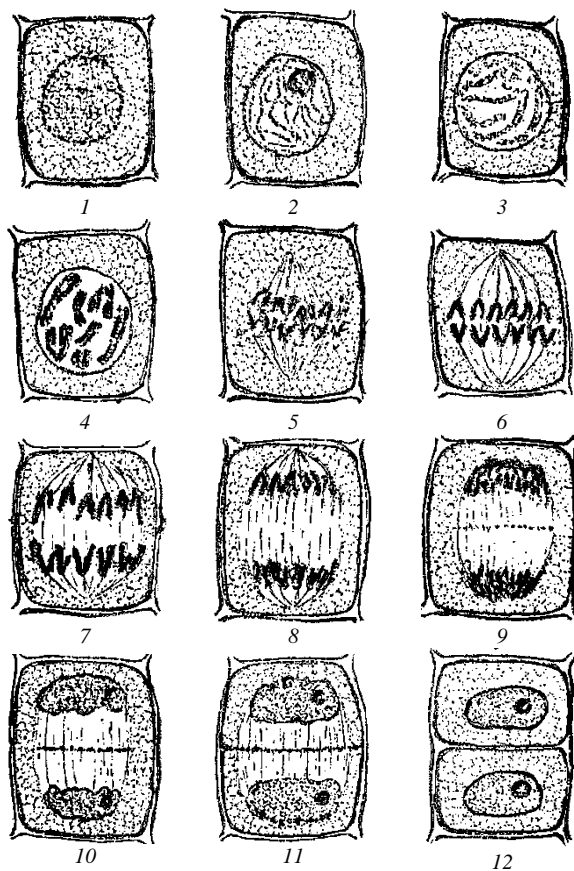


Рис. 8. Схема митоза (ориг.):

- 1 – интерфаза; 2 – ранняя профаза; 3 – средняя профаза;  
 4 – поздняя профаза (прометафаза); 5 – метафаза;  
 6, 7 и 8 – ранняя, средняя и поздняя анафаза;  
 9, 10 и 11 – ранняя, средняя и поздняя телофаза;  
 12 – интерфаза дочерних клеток – интеркинез

Ход митотического деления соматических клеток является непрерывным процессом. Первый этап митоза начинается с **профазы**, которая характеризуется появлением тонких хроматиновых нитей. По мере прохождения профазы от ранней до поздней в результате спирализации хромомем происходит резкое укорачивание хромосом и их угол-

щении. К концу этого этапа хромосомы становятся видимыми в обычный микроскоп после окрашивания, постепенно исчезают ядерная оболочка и ядрышко, в цитоплазме начинают образовываться ахроматиновые нити.

В **метафазе** хромосомы приобретают характерную форму, располагаются в экваториальной плоскости клетки в определенном направлении – центромерами в сторону полюсов. Ахроматиновое веретено на этом этапе выражено в наибольшей степени. В конце метафазы хроматиды дублированных хромосом начинают отходить одна от другой под действием отталкивающей силы центромер и тянущих ахроматиновых нитей.

С момента начала расхождения хромосом к противоположным полюсам клетки начинается **анафаза**. После разделения хроматид их называют *дочерними хромосомами*. Расхождение хромосом к полюсам происходит за счет сокращения ахроматиновых нитей. Завершается анафаза сосредоточением дочерних хромосом у полюсов клетки. За счет дубликации (удвоения) первоначального числа хромосом материнской клетки и одновременного расхождения дочерних хромосом к противоположным полюсам во вновь образованных клетках получается такое же количество хромосом, как и в материнской, т. е. кариотип точно копируется в потомстве.

На этапе **телофазы** происходит обратный процесс по сравнению с профазой. Из митотического состояния ядра после восстановления ядерной оболочки, ядрышек, деспирализации хромосом переходят в интерфазное состояние и начинают готовиться к новому делению или специализируются. Во время формирования дочерних ядер в средней зоне клетки образуется перегородка, которая превращается в клеточную оболочку и разделяет исходную клетку на две дочерние. Органоиды и все содержимое цитоплазмы во время митоза распределяются между новыми клетками более или менее равномерно.

**Амитоз (прямое деление)** в отличие от митоза осуществляется путем перетяжки ядра на две части, микроскопически видимых хромосом при этом не наблюдается. Процесс амитоза обычно начинается с разделения ядрышка, затем на ядре появляются вдавления, перетяжка, которая углубляется до полного разделения на два ядра. Деление ядра называется *кариотомией*, вслед за которой наступает *плазмотомия* – разделение цитоплазмы (рис. 9). Иногда после разделения ядра деления цитоплазмы не наблюдается. В таких случаях образуются двухъядерные или многоядерные клетки. Амитотическое деление чаще всего происходит в запасующих тканях или других специализированных клетках.

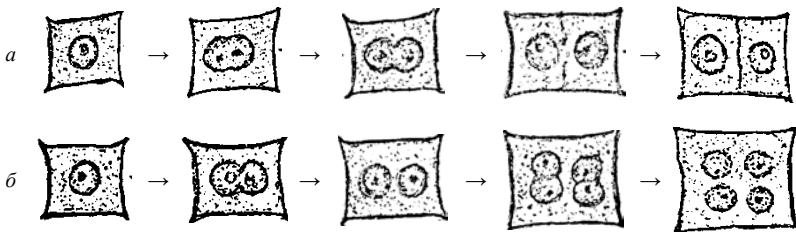


Рис. 9. Схема амитоза:

*а* – протекает процесс кариотомии и плазмотомии с образованием двух дочерних клеток; *б* – кариотомия не сопровождается плазмотомией, образуются многоядерные клетки

При образовании половых гамет происходит специфический тип деления, в результате которого половые клетки получают только гаплоидный (одинарный) набор хромосом, а после их слияния при оплодотворении диплоидный набор хромосом, характерный для кариотипа определенного вида растения или животного, восстанавливается, хромосомы становятся парными. Этот вид клеточного размножения получил название **мейоз**.

С помощью мейоза устраняется удвоение числа хромосом в каждом поколении. Все клетки тела взрослого организма имеют диплоидный (двойной) набор хромосом ( $2n$ ), а образующиеся половые клетки содержат гаплоидный (одинарный) набор ( $n$ ). При оплодотворении мужская и женская половые клетки сливаются и образуют зачаток (зиготу) нового организма с диплоидным набором хромосом. Следовательно, у живых организмов, размножающихся половым путем, происходит смена ядерных фаз: диплоидная – гаплоидная – диплоидная ( $2n \rightarrow n \times n \rightarrow 2n$ ).

Таким образом, мейоз (редукционное деление) является особым типом деления, которое происходит при образовании половых клеток, в результате чего нормальный диплоидный набор хромосом превращается в гаплоидный в каждой половой клетке (гамете).

Благодаря мейозу из поколения в поколение поддерживается постоянство кариотипа, характерного для каждого вида. Все типы мейоза состоят из двух последовательных делений (мейоз I и мейоз II). На всем протяжении мейоза происходит одна конъюгация и одна дупликация гомологичных хромосом. Благодаря конъюгации диплоидный набор хромосом уменьшается в два раза (происходит редукция) в образующихся половых клетках. Каждое мейотическое деление про-

ходит четыре собственные фазы с аналогичным названием, как и при митозе. В целом мейоз является весьма сложным биологическим процессом (рис. 10), в результате которого из одной диплоидной соматической материнской клетки образуются четыре дочерние гаплоидные клетки (тетрада).

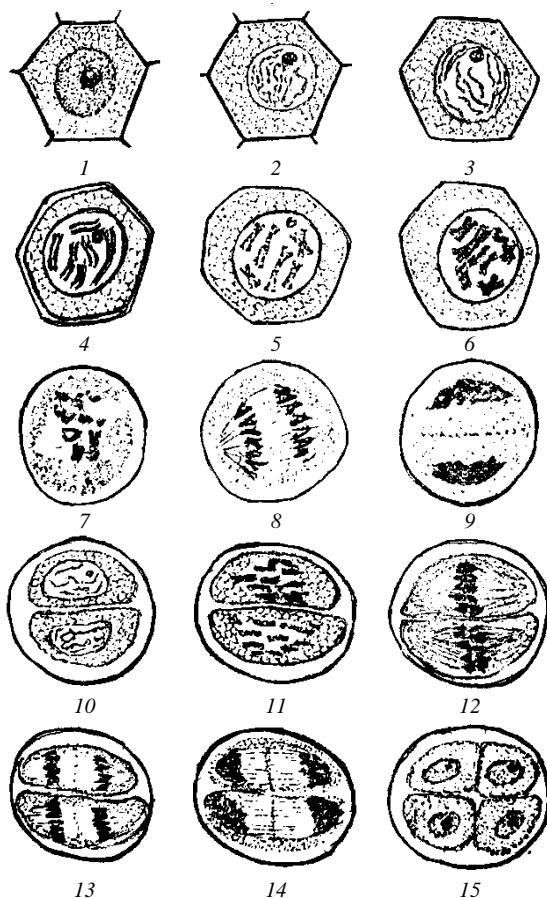


Рис. 10. Схема мейоза (ориг.):  
 1 – материнская клетка микроспор; 2–6 – стадии профазы I;  
 7 – метафаза I; 8 – анафаза I; 9 – телофаза I; 10 – диада,  
 профаза II; 11–12 – метафаза II; 13 – анафаза II;  
 14 – телофаза II; 15 – тетрада микроспор

Схема мейоза включает ряд этапов и фаз (рис. 11).

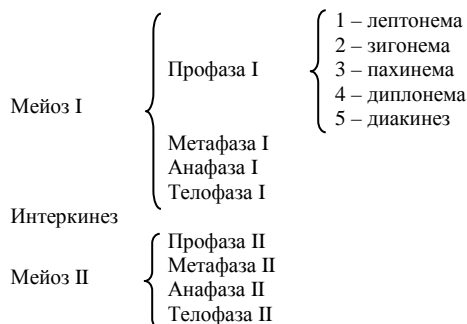


Рис. 11. Схема мейоза

Наиболее продолжительной и сложной является *профаза первого деления*, которая подразделяется на пять стадий. В процессе прохождения 1-й стадии в ядре начинается образование тончайших хромосомных нитей, количество которых равняется диплоидному набору, характерному виду объекта изучения. К концу этой стадии (*лептонемы*) нити удваиваются и сильно сближаются, переходя в стадию *зигонемы* (стадия спаривания), когда наступает конъюгация гомологичных хромосомных нитей, из моновалентов образуются биваленты. Конъюгируют, как правило, сходные по происхождению отцовская и материнская хромосомы. Механизм подбора пары гомологичных хромосом для спаривания до сих пор остается загадочным.

Конъюгирующие хромосомы постепенно сближаются между собой от центромеры по всей длине и переходят в стадию толстых нитей (*пахинема*), во время которой биваленты укорачиваются, утолщаются, контакт между хромосомами усиливается. При переходе к стадии *диплонемы* (стадия двойных нитей) сила притяжения между хромосомами утрачивается, проявляется взаимоотталкивание между ними. Сестринские хроматиды начинают также расходиться со стороны теломер. В результате этого каждый бивалент оказывается представленным четырьмя хроматидами. Во время расхождения моновалентов наблюдается проявление перекреста (кроссинговера) хроматид между собой и наличие тесных контактов в местах перекреста (хиазм). По мере удаления конъюгированных хромосом и уменьшения числа хиазм профаза I переходит в свою последнюю стадию, которая называется *диакинезом*. При этом хромосомы бивалентов максимально утолщаются

и удаляются друг от друга. Ядро и клетка достигают наибольшего размера, ядрышко и оболочка ядра постепенно исчезают. Так заканчивается профазы I мейоза, ядро переходит в метафазу I.

*Метафаза I*, как и при митозе, характеризуется исчезновением ядерной оболочки, появлением ахроматинового веретена и расположением хромосом по экватору клетки. К каждому биваленту присоединяются по две ахроматиновые нити, так как каждая конъюгированная хромосома имеет свою центромеру. По мере расхождения гомологичных хромосом к полюсам наступает *анафаза I*, которая имеет такую же характеристику, как и при митозе, только разошедшиеся хроматиды здесь сближаются.

При достижении хромосомами полюсов начинается восстановление ядерной оболочки, возникают две дочерние клетки (диада) с одинарным (гаплоидным) набором хромосом. Так заканчивается *телофаза I* и весь этап *мейоза I*.

За первым редукционным делением после кратковременной стадии покоя следует второе деление – *мейоз II*. На этом этапе *профаза II* бывает очень короткая или совсем отсутствует, после нее хромосомы располагаются по экватору, возникает ахроматиновое веретено в *метафазе II*. Центромеры становятся функционально двойными и присоединяют ахроматиновые нити с обоих полюсов, поэтому в *анафазе II* сестринские хроматиды расходятся к различным полюсам и становятся хромосомами дочерних клеток. В *телофазе II* формируются новые клетки, возникшие после второго этапа деления.

Таким образом, в результате двухступенчатого мейоза из одной диплоидной соматической клетки образуются четыре гаплоидные половые клетки. У высших растений в результате мейоза образуются тетрады микро- и макроспор.

При тщательном изучении образования половых клеток было выявлено, что мейоз является не только процессом, способствующим увеличению количества клеток с гаплоидным набором хромосом, но и процессом, создающим качественно новые клетки, образующиеся в результате конъюгации, кроссинговера и независимого распределения отцовских и материнских хромосом при их расхождении к полюсам клетки.

В тех случаях, когда во время деления клетки на нее оказывают сильное влияние несвойственная температура, различные излучения или химические реагенты, процесс клеточного деления нарушается и притормаживается. Часто при этом в профазе дупликация хромосом проходит нормально, но в дальнейшем деление ядра приостанавлива-

ется и не проходит до конца. В данном случае ядро оказывается с удвоенным числом хромосом, образуется полиплоидная клетка. Такой путь возникновения новых полиплоидных клеток носит название особого типа деления – **эндомитоза**, или внутреннего деления (рис. 12). Иначе увеличение количества хромосом в ядре без деления клетки называется **эндополиплоидией**.

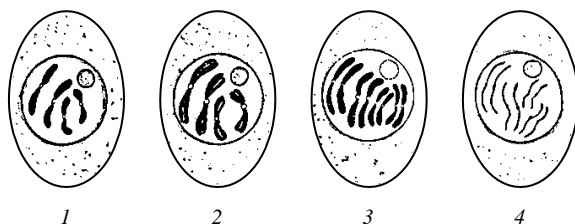


Рис. 12. Эндомитоз: 1 – эндопрофаза; 2 – эндомиетафаза; 3 – эндоанафаза; 4 – эндотелофаза

Если при образовании половых клеток нарушается ход мейоза, то редукция числа хромосом может не произойти. При оплодотворении таких нередуцированных гамет возникают настоящие автополиплоиды, которые будут переходить из поколения в поколение в результате полового размножения.

Благодаря эндомитозу возникают спонтанно в природе и создаются искусственно в селекционной практике новые формы и сорта культурных видов растений на полиплоидном уровне (рис. 13, 14).

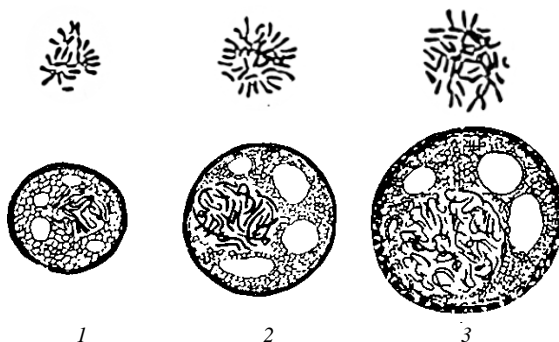
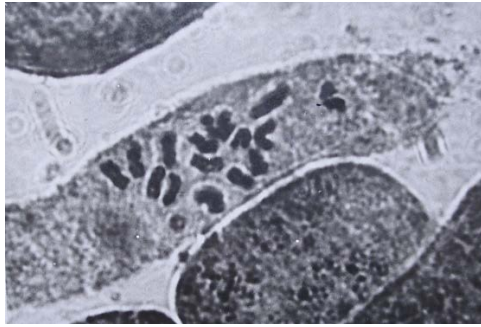
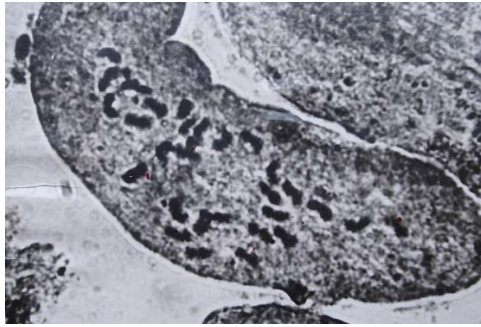


Рис. 13. Полиплоидия у гиацинтов:  
1 – диплоид ( $2n$ ); 2 – тетраплоид ( $4n$ ); 3 – октаплоид ( $8n$ )



*a*



*б*



*в*

Рис. 14. Полиплоидия у гречихи (ориг.):  
*a* – хромосомы диплоидной гречихи ( $2n$ );  
*б* – хромосомы тетраплоидной гречихи ( $4n$ );  
*в* – цветки диплоидной и тетраплоидной гречихи

Явление эндомитоза эффективно используется в селекционной практике при применении метода прямого получения плодовых трикале путем скрещивания пшеницы, формирующей нередуцированные гаметы, с тетраплоидной рожью и для преодоления нескрещиваемости близкородственных видов растений, имеющих различный уровень ploидности. В этом случае эндомитоз вызывают путем обработки цветущих растений колхицином или закисью азота, когда происходит в генеративных органах мейоз у растений с меньшим числом хромосом. Метод удвоения числа хромосом является наиболее эффективным для преодоления бесплодия отдаленных гибридов  $F_1$  и создания аллополиплоидов.

## 2.6. Спорогенез и гаметогенез у растений

На определенном этапе роста и развития у растений в результате высокой дифференциации клеток образуются генеративные органы. Из них в итоге формируются плоды и семена, с помощью которых происходит размножение растений половым путем и ради которых выращивается большинство сельскохозяйственных полевых, овощных, плодово-ягодных и технических культур.

Сущность полового размножения заключается в слиянии женской и мужской половых гамет, которые формируются соответственно в женских и мужских половых органах цветов.

Типичный мужской половой аппарат (тычинки) состоит из тычиночных нитей и пыльников, или микроспорангиев. В пыльцевых гнездах пыльников из археспориальной ткани образуются материнские клетки микроспор. После достижения определенных пределов в своем развитии археспориальные материнские клетки начинают делиться. В результате мейоза каждая такая клетка образует четыре микроспоры (тетраду) с одинаковым набором хромосом в каждой. Весь процесс, происходящий до образования тетрады, называется **микроспорогенезом** (рис. 15).

Образованием тетрады микроспор не заканчивается процесс образования пыльцевых зерен. До формирования зрелого пыльцевого зерна каждая микроспора проходит еще один этап развития, который называется **микрогаметогенезом**.

При микрогаметогенезе происходит два последовательных деления ядра микроспоры, сама клетка при этом не делится. В результате первичного деления получается два неравноценных ядра, одно из которых утрачивает способность к делению, оно называется вегетативным.

Второе (генеративное) ядро делится еще раз, образуя при этом два спермия. После этого пыльцевое зерно при наличии вегетативного ядра и двух спермиев считается полностью созревшим и способным к оплодотворению (фертильным).

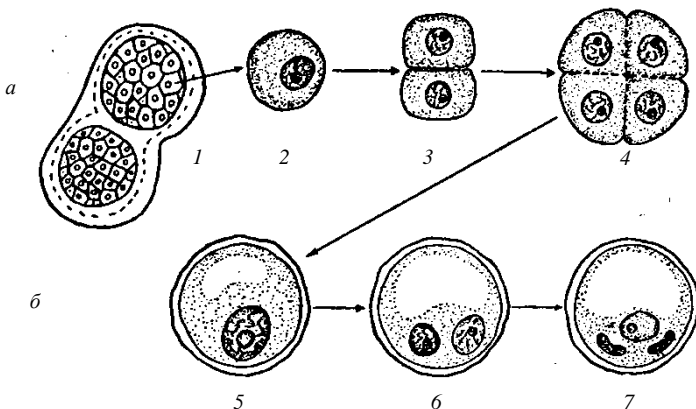


Рис. 15. Схема микроспорогенеза (а) и микрогаметогенеза (б) у покрытосеменных растений (по Константинову):  
 1 – пыльник с археспориальной тканью; 2 – материнская клетка;  
 3 – диада гаплоидных клеток; 4 – тетрада микроспор;  
 5 – микроспора в начале микрогаметогенеза; 6 – пыльцевое зерно с вегетативным ядром и генеративной клеткой; 7 – зрелое пыльцевое зерно с вегетативным ядром и двумя спермиями

При нарушении хода микроспорогенеза и микрогаметогенеза образуется стерильная пыльца, которая не способна к оплодотворению. Явление стерильности пыльцы следует относить к нежелательным явлениям, но в практических целях оно играет большую роль. Создание стерильных линий, например, внесло значительный прогресс в производство гетерозисных межлинейных гибридов кукурузы в огромных масштабах, исключив при этом большое количество затрат на механическое удаление мужских соцветий на материнском сорте или линии.

Женским органом, в котором образуются половые гаметы, является пестик цветка, состоящий из завязи и столбика с рыльцем. В гнездах завязи образуются и развиваются семяпочки. По мере развития семяпочки в нуцеллусе дифференцируется отличающаяся по размерам, форме и консистенции клетка. Это и будет археспориальная клетка, из которой в результате микроспорогенеза путем мейотического деления

образуется тетрада гаплоидных микроспор. В дальнейшем в процессе макрогаметогенеза развивается только одна из тетрады макроспор, а остальные дегенерируют. На этапе макрогаметогенеза происходят последовательно три деления ядра и образуется восьмиядерный зародышевый мешок (рис. 16).

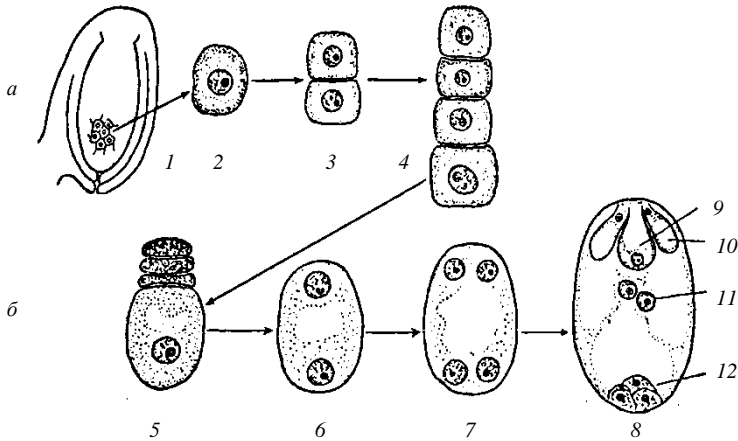


Рис. 16. Схема макроспорогенеза (а) и макрогаметогенеза (б) у покрытосеменных растений:  
 1 – семяпочка с археспориальной тканью; 2 – материнская клетка;  
 3 – диада гаплоидных клеток; 4 – тетрада макроспор;  
 5 – развивающаяся макроспора; 6–7 – последовательное деление ядра макроспоры; 8 – зрелый зародышевый мешок с яйцевым аппаратом;  
 9 – яйцеклетка; 10 – синергиды; 11 – центральное ядро;  
 12 – антиподы

В нуцеллусе зрелой, готовой к оплодотворению семяпочки расположена женская половая гамета – зародышевый мешок, строение которого очень сложное. В микропиллярной части зародышевого мешка находится яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид.

В противоположной, халазной части располагаются три антиподы, а в средней части или ближе к яйцевому аппарату находятся два полярных ядра, сливающихся в центральное ядро зародышевого мешка, которое, в отличие от всех остальных ядер и яйцеклетки, имеет диплоидный набор хромосом еще до оплодотворения.

В период подготовки и формирования зародышевого мешка он влияет не только на окружающие клетки нуцеллуса и интегументов, но

и на весь растительный организм, так как приток питательных веществ в значительной степени усиливается к семяпочкам молодых завязей. Жизнедеятельность вполне развитого, подготовленного к оплодотворению зародышевого мешка до опыления цветка временно приостанавливается. Из этого состояния равновесия он выводится в результате опыления, а особенно в момент оплодотворения, когда оплодотворенная семяпочка становится как бы центром физиолого-биохимических процессов и центром притяжения питательных веществ. Это положение подтвердилось в опытах при изучении причин разнокачественности семян зернобобовых культур в пределах материнского растения с использованием метода меченых атомов <sup>32</sup>P.

## 2.7. Оплодотворение у растений и формирование семян

Оплодотворению у растений всегда предшествует опыление, которое является стартовым моментом в этом сложном биологическом процессе. Опыление рыльца пестика может осуществляться пылью своего цветка или другого цветка этого же растения. Такой способ опыления называется *самоопылением* (автогамией). В природе имеется ряд приспособлений, которые препятствуют самоопылению и способствуют *перекрестному опылению*, так как в эволюционном смысле и с точки зрения практики перекрестное опыление является более прогрессивным, способствуя большему разнообразию форм и повышению жизнеспособности потомства.

По этому поводу Ч. Дарвин даже писал, что перекрестное опыление полезно, а самоопыление вредно. Однако это утверждение не является абсолютно правильным, так как в природе до сих пор растительный мир подразделяется на самоопылители и перекрестники. Между этими двумя группами имеются такие виды растений, которые занимают промежуточное положение и называются *факультативными* (необязательными) *перекрестниками* или *факультативными самоопылителями*.

При различных способах опыления на рыльце пестика попадает масса пыльцы, но не каждое из пыльцевых зерен прорастает и достигает семяпочки, т. е. опыление не всегда обеспечивает оплодотворение. Под *оплодотворением* понимается процесс слияния мужских половых гамет с женскими, после чего образуется зачаток нового организма – **зигота**.

Оплодотворение происходит при наличии благоприятных условий. В этом случае попавшие на рыльце пестика пыльцевые зерна начина-

ют прорасти и внедряться пыльцевыми трубками в ткани пестика, двигаясь по мере роста по каналам проводящей ткани, внутри тканей и по межклетникам других тканей пестика к семязпочке.

Достигнув семязпочки, пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок через микропиле. В этот момент кончик пыльцевой трубки вскрывается и все содержимое изливается внутрь зародышевого мешка. При проникновении пыльцевая трубка задевает синергиду, а иногда и две и разрушает их. Освободившись из пыльцевой трубки, спермии направляются один к яйцеклетке, а второй к центральному ядру и сливаются с ними. Так осуществляется процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных растений, открытый С. Г. Навашиным в 1898 г. (рис. 17).

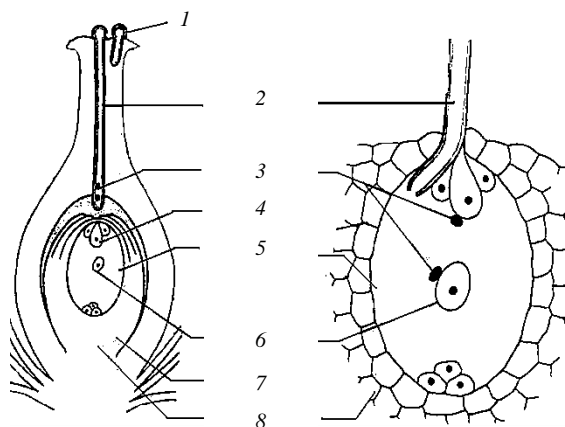


Рис. 17. Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений:  
 1 – пыльцевые зерна на поверхности рыльца; 2 – пыльцевая трубка;  
 3 – спермии; 4 – яйцеклетка; 5 – зародышевый мешок; 6 – центральное  
 ядро зародышевого мешка; 7 – семязпочка; 8 – стенки завязи

В результате первого слияния образуется зигота, из которой формируется зародыш семени. Второе слияние дает первичную триплоидную клетку, из которой образуется эндосперм.

Зародышевый мешок после оплодотворения активизируется и начинает усиленно расти. Клетки при этом интенсивно делятся и дифференцируются, начинают формироваться зародыш и эндосперм. В зависимости от вида растений эндосперм получает различное развитие.

Возникшие в результате двойного оплодотворения зигота и первичная клетка эндосперма с первых этапов своего развития стимулируют физиолого-биохимическую деятельность окружающих тканей семязпочки завязи и оказывают влияние на весь организм растения.

Первое деление зиготы, как правило, идет в поперечном направлении, в результате него образуются апикальная (верхняя) и базальная (нижняя) клетки. Из апикальной клетки в дальнейшем формируются основные части зародыша, а из базальной – подвесок, который может быть различной формы и величины. Деление апикальной и базальной клеток может идти в различных направлениях. В зависимости от этого четырехклетник зародыша будет иметь форму Т-образной или линейной тетрады. Т-образная форма тетрады предзародыша характерна для однодольных и большинства двудольных видов растений (рис. 18).

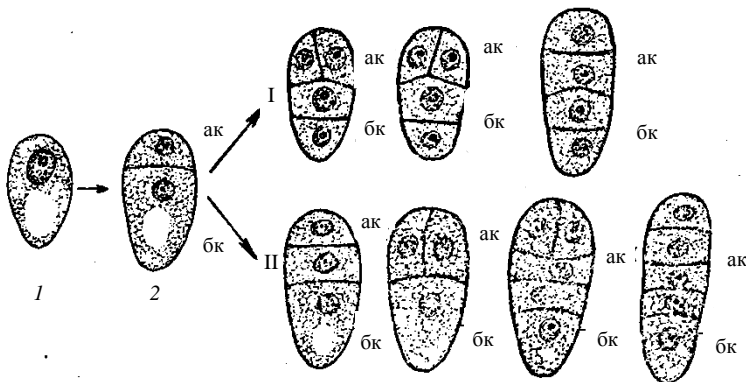


Рис. 18. Начальные этапы деления оплодотворенной яйцеклетки (по Р. Суэджу): 1 – зигота перед делением; 2 – возникновение апикальной (ак) и базальной (бк) клеток после первого деления; I – образование тетрад за счет деления апикальной и базальной клеток; II – деление только апикальной клетки

Первый этап развития зародыша у двудольных и однодольных растений идет почти одинаково, но в процессе дальнейшей дифференциации появляются коренные отличия. Предзародыш двудольных растений имеет округлую форму, кроме подвеска, который в дальнейшем отмирает. В процессе дифференциации появляются по бокам два бугорка, радиальная симметрия нарушается, возникшие бугорки увеличиваются за счет деления клеток. Так формируются будущие семядоли (рис. 19).

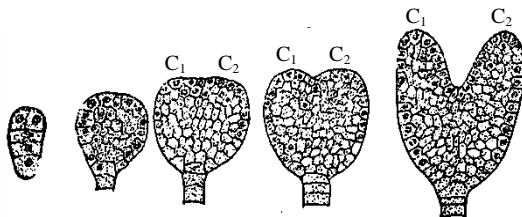


Рис. 19. Развитие зародыша у двудольного растения  
на примере пастушьей сумки:  
C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> – формирующиеся семядоли

Между двумя бугорками возникает бороздка, на дне которой образуется почечка, дающая начало будущему побегу. В дальнейшем семядольные бугорки быстро разрастаются и замыкают почечку с первичными листочками в глубокую щель между собой. На нижней стороне зародыша (от микропиле) закладывается подсемядольное колено, переходящее в корешок с чехликом.

У однодольных растений в начале дифференциации клеток предзародыша на верхушке образуется бороздка, а по бокам появляются чуть заметные бугорки. Один из них в дальнейшем разрастается более энергично и смещает бороздку и второй бугорок набок (рис. 20).

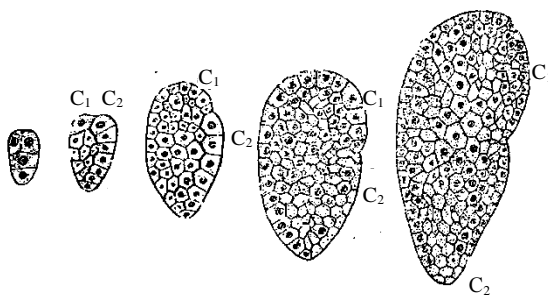


Рис. 20. Развитие зародыша у однодольного растения  
на примере мягкой пшеницы:  
C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub> – формирующиеся семядоли

Сдвинутый в сторону бугорок оказывается в подавленном положении, вторая семядоля по этой причине не развивается. Занявшая верхнее положение в зародыше семядоля развивается и превращается в так называемый щиток, отделяющий весь зародыш от эндосперма внутри

семени. Рудиментация второй семядоли у однодольных произошла в результате недоразвития ее по причине отклонения в сторону под действием нормально развивающейся семядоли.

Весь период развития зародыша можно подразделить на фазу интенсивного деления клеток и фазу дифференциации и формирования всех его частей. После достижения зародышем нормальной величины начинается процесс его созревания, при котором накапливаются необходимые питательные вещества, ферментативные процессы резко снижаются, содержание воды уменьшается и доходит до нормы.

Кроме жиров, белков и углеводов, в зародышах многих растений накапливаются алкалоиды, глюкозиды, эфирные масла, различные витамины, большой набор ферментов (особенно в щитке однодольных и семядолях двудольных) и другие вещества. Из минеральных веществ в наибольшем количестве находится фосфор, который входит в состав фосфолипидов и липопротеидов, необходимых для строительства органоидов и других структур цитоплазмы и ядра, участвует в осуществлении дыхательных и ростовых процессов, процесса фотосинтеза. Он входит в состав основного энергетического вещества – аденозинтрифосфата (АТФ). По содержанию фосфора в семенах и его зародышах можно судить о состоянии и урожайных свойствах семенного материала. Определенную роль играют и другие минеральные вещества, но особое значение следует придавать присутствию магния, так как он участвует в образовании хлорофилла.

*Эндосперм* также является продуктом полового процесса. При слиянии второго спермия с центральным ядром образуется первичная клетка эндосперма с *триплоидным набором хромосом*. Роль эндосперма в развитии семени очень многогранна. Он оказывает существенное влияние на развитие зародыша. У большинства видов растений в начальный период развития семени образование эндосперма начинается раньше по сравнению с зародышем. Рост эндосперма опережает рост зародыша, особенно при неблагоприятных условиях погоды. Причину разновременного развития эндосперма и зародыша можно объяснить более высокой генетической и физической активностью оплодотворенного вторичного ядра, полученного при слиянии полярных ядер и спермия, а также усиленным снабжением его питательными веществами со стороны халазы. Развитие эндосперма может происходить по ядерному, клеточному и промежуточному типам.

При ядерном типе развития эндосперма происходит многократное деление первичного ядра с образованием большого количества ядер,

которые расходятся по цитоплазме зародышевого мешка с последующим образованием клеточных оболочек. Клеточные перегородки у пшеницы, например, формируются после образования всей ткани эндосперма.

При клеточном типе развития эндосперма сразу после первого деления эндоспермального ядра образуются две клетки, в результате дальнейшего деления которых возникает вся ткань эндосперма.

Промежуточный тип развития эндосперма характерен для большинства полевых злаков, лютиковых, розоцветных. При этом после первого деления оплодотворенного вторичного ядра косой перегородкой зародышевый мешок разделяется на микропиллярную и халазную части. В микропиллярной части развивается зародыш и большая часть эндосперма, а в халазной – эндосперм, который извлекает питательные вещества из нуцеллуса.

В связи с различными типами формирования эндосперма и зародыша у покрытосеменных растений формируются семена, которые отличаются в значительной степени по морфологическим, физическим, биохимическим и хозяйственно полезным признакам (рис. 21).

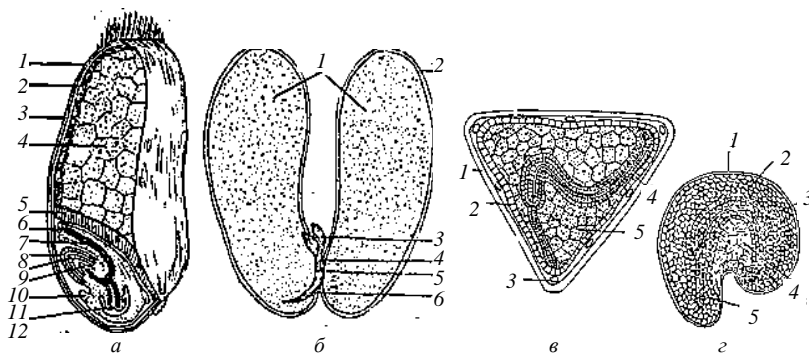


Рис. 21. Схемы строения семян различных культур (по Строне):

- а* – зерновка пшеницы: 1 – плодовая оболочка; 2 – семенная оболочка; 3 – алейроновый слой; 4 – эндосперм; 5 – эпителий щитка; 6 – щиток; 7 – проваскулярные тяжи; 8 – колеоптиле; 9 – первый листок; 10 – точка роста; 11 – эпибласт; 12 – зародышевые корешки;
- б* – семя фасоли: 1 – семядоли; 2 – семенная оболочка; 3 – почечка с первичными листочками; 4 – эпикотиль; 5 – гипокотиль; 6 – корешок;
- в* – орешек гречихи: 1 – плодовая оболочка; 2 – семенная оболочка; 3 – сосудистые пучки; 4 – семядоли; 5 – эндосперм;
- г* – семя свеклы: 1 – семенная оболочка; 2 – эндосперм; 3 – семядоли; 4 – перисперм; 5 – корешок

Зерновки злаковых культур (пшеница) имеют хорошо развитый эндосперм, в котором откладываются запасные питательные вещества. Зародыш с полной генетической наследственной информацией отделен от эндосперма щитком, через который начинают поступать питательные вещества из эндосперма при прорастании семян после посева. В зрелых семенах бобовых культур (фасоль, горох, люпин, соя) эндосперм отсутствует, так как он полностью поглощается зародышем, запасные питательные вещества находятся в семядолях, которые выполняют функции эндосперма. Примером растений, у которых запасные питательные вещества накапливаются в зародыше и эндосперме, является гречиха. У свеклы в семенах кроме эндосперма в качестве запасной ткани имеется перисперм.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Клетка как основа хранения и передачи наследственной информации.
2. Строение клетки и функции ее компонентов.
3. Функции и значение ядра в наследственности и жизнедеятельности живых организмов.
4. Отличительные особенности соматических и половых клеток.
5. Определение понятий «хромосома», «кариотип», «гомологичные хромосомы», «ген».
6. Классификация генов и особенности их проявления.
7. Основные типы деления клеток, особенности их прохождения и значение.
8. Характеристика фаз митоза.
9. Мейоз, его значение в осуществлении полового размножения и отличие от митоза.
10. Сущность редукционного и эквационного деления клеток в процессе прохождения двух этапов мейоза.
11. Сущность механизма кроссинговера (перекреста хромосом) и его значение в возникновении рекомбинационной изменчивости.
12. Эндомитоз и его значение в возникновении полиплоидных рядов.
13. Сущность передачи наследственной информации по отцовской линии в процессе микроспорогенеза и микрогаметогенеза.
14. Сущность передачи наследственной информации по материнской линии в процессе макроспорогенеза и макрогаметогенеза.

### **3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ**

#### **3.1. Исследования Г. Менделя. Метод гибридологического анализа**

Грегор Мендель родился в Моравии в 1822 г. В 1843 г. он поступил в монастырь августинцев в Брюние (теперь г. Брно, Чехия). Позднее обучался в Венском университете, где изучал естественную историю и математику. Будучи в Вене, Г. Мендель заинтересовался процессом гибридизации растений, разнообразием гибридного потомства и его статистическими соотношениями. Эти проблемы и явились предметом его научных исследований, которые он тщательно проводил в 1856–1863 гг.

Успехи, достигнутые Г. Менделем, частично обусловлены удачным выбором гороха в качестве объекта его экспериментов, у которого по сравнению с другими видами растений имелись такие преимущества, как простота выращивания, самоопыляемость, наличие сортов с четко различающимися признаками, возможность проведения искусственных скрещиваний подобранных пар и получения плодовых гибридов, отсутствие таких признаков, которые связаны с неполным доминированием, группами сцепления генов и полимерией.

Из 34 сортов гороха Г. Мендель для своих опытов отобрал 22 сорта с четко выраженными различиями по ряду признаков и использовал их для изучения закономерностей наследования таких признаков, как окраска цветков (красная – белая), окраска семян (желтая – зеленая), форма семян (гладкая – морщинистая), окраска незрелых бобов (зеленая – желтая), форма бобов (плоская – выпуклая), высота стебля (высокая – низкая), расположение цветков (пазушное – верхушечное), тип стебля (обычный – штамбовый).

Достигнутых успехов в проведении исследований Г. Мендель добился благодаря строгому соблюдению разработанной методики проведения опытов, включающей:

- проведение предварительных исследований на чистоту исходного материала для ознакомления с объектом экспериментальной работы;
- планирование всех экспериментов, чтобы всякий раз внимание было сосредоточено на одной переменной (принцип единственного различия);
- строжайшее соблюдение всех методик, чтобы исключить возможность введения других переменных, искажающих результаты;

– точная регистрация всех экспериментов и своевременная запись полученных результатов;

– получение достаточного количества данных, чтобы их можно было считать статистически достоверными.

Главная заслуга Г. Менделя заключается в установлении закономерностей наследования признаков с помощью разработанного метода гибридологического анализа (1865).

**Гибридологическим** называется метод изучения наследования признаков у гибридного потомства, полученного при внутривидовом скрещивании.

При проведении генетического анализа с использованием метода гибридологического анализа необходимо соблюдать следующие правила:

– формы, у которых требуется выяснить характер наследования признаков, обязательно скрещиваются между собой;

– скрещиваемые формы должны отличаться контрастными, альтернативными признаками и быть гомозиготными;

– скрещивание проводят один раз, а затем гибриды размножаются при самоопылении;

– гибридные растения и их потомство в ряду поколений изучаются индивидуально по каждой паре признаков;

– в каждом поколении гибридов осуществляется количественный и качественный учет растений, имеющих изучаемый признак;

– статистический анализ результатов характера расщепления гибридов второго и последующих поколений проводится с использованием метода хи-квадрат ( $\chi^2$ ).

При проведении генетических исследований с гибридным материалом соблюдаются правила ведения записей с использованием общепринятых символов и условных обозначений:

P – родительские особи, взятые для скрещивания (от лат. *parentis* – родители);

♀ – материнская особь;

♂ – отцовская особь;

× – скрещивание;

F – гибридное потомство (от лат. *fili* – дети);

F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> – 1-е и 2-е поколения гибридов (цифрой, стоящей возле буквы F, обозначают поколение гибридов).

Название материнской особи пишется на первом месте, отцовской – на втором.

Потомство, полученное от скрещивания родительских форм, имеющих альтернативные признаки, называют **гибридами**, а совокупность гибридов одного поколения – **гибридным поколением** данной комбинации.

### **3.2. Моногибридное скрещивание. Закон единообразия гибридов первого поколения и закон расщепления**

**Моногибридное скрещивание** – это такое скрещивание, когда родительские компоненты различают по различному проявлению одного признака.

Для своих первых опытов Г. Мендель выбирал растения гороха двух сортов, четко различавшихся по окраске цветков. Один сорт имел красную окраску цветков, другой – белую.

Гибридизацию он проводил путем удаления пыльников у женских растений до момента возможного самоопыления, а затем кисточкой наносил на рыльца этих кастрированных цветков пыльцу из пыльников другого сорта. На опыленные цветки надевались маленькие колпачки-изоляторы для защиты их рылец от попадания пыльцы с других растений.

При опылении кастрированных цветков пыльца переносилась с красноцветковых растений на белоцветковые и, наоборот, с белоцветковых – на красноцветковые, т. е. осуществлялись прямые и обратные так называемые **реципрокные скрещивания** (рис. 22).

Во всех случаях из семян, собранных от полученных гибридов, выросли растения с красными цветками. Этот признак – «красные цветки», наблюдаемый у растений первого поколения гибридов, Мендель назвал **доминантным** (А), а скрытый признак белоцветковости – соответственно **рецессивным** (а).

Семена, собранные с растений  $F_1$  были пересчитаны и посеяны следующей весной для получения второго поколения гибридов  $F_2$ .

Во втором поколении гибридов у одних растений образовались красные, а у других – белые цветки, т. е. признак белоцветковости, отсутствующий в поколении  $F_1$ , вновь проявился в  $F_2$ . Г. Мендель рассудил, что этот признак присутствовал в поколении  $F_1$  в скрытом виде и не смог проявиться, поэтому он назвал его рецессивным и обозначил малой буквой а. Из 929 растений, полученных Г. Менделем в  $F_2$ , у 705 были красные цветки, а у 224 – белые, соотношение между ними составляло примерно 3:1.

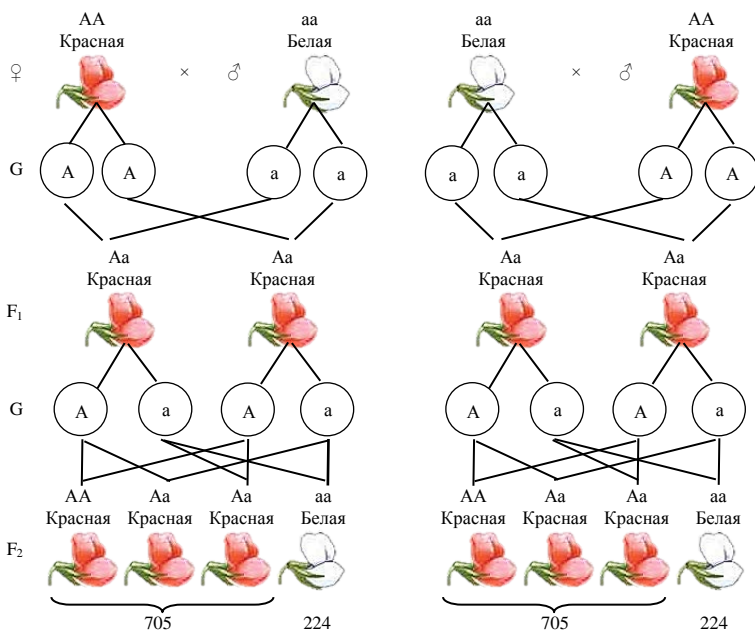


Рис. 22. Реципрокные скрещивания гороха с красной и белой окраской цветков

Г. Мендель провел ряд аналогичных опытов, используя всякий раз одну пару альтернативных признаков. Результаты экспериментальных данных по семи парам таких признаков оказались очень близкими (табл. 2).

На основании этих результатов Г. Мендель сделал следующие выводы:

1. Поскольку исходные родительские сорта константны, у сорта с красными цветками должно быть два «красных» фактора А (АА), а у сорта с белыми цветками – два «белых» фактора а (аа).

2. «Красный» фактор А доминирует над «белым» фактором а, который рецессивен.

3. Растения F<sub>1</sub> содержали по одному фактору, полученному от каждого из родительских растений через гаметы, – Аа.

4. Эти факторы в F<sub>1</sub> не сливаются, а сохраняют свою индивидуальность.

5. В F<sub>2</sub> в результате рекомбинации гамет с доминантными и рецессивными генами происходит расщепление.

Таблица 2. Результаты экспериментов Г. Менделя по наследованию семи пар альтернативных признаков

Признак	Родительские растения		Поколение F <sub>2</sub>		Соотношение	
	доминантный признак	рецессивный признак	с доминантным признаком	с рецессивным признаком		
Высота стебля	Высокий	Низкий	787	277	2,96	1,04
Поверхность семян	Гладкие	Морщинистые	5474	1850	2,99	1,01
Окраска семян	Желтые	Зеленые	6022	2001	3,00	1,00
Форма плодов	Плоские	Выпуклые	882	299	2,99	1,01
Окраска плодов	Зеленые	Желтые	428	152	2,95	1,05
Положение цветков	Пазушные	Верхушечные	651	207	3,03	0,97
Окраска цветков	Красные	Белые	705	224	3,04	0,96
Итого...			14949	5010	3,00	1,00

*Первый закон генетики:* у гибридов первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один доминантный, а второй – рецессивный не проявляется.

Во всех случаях гибриды первого поколения являются единообразными по изучаемому признаку. Они гетерозиготны, содержат в генотипе доминантный и рецессивный аллели Аа, образуют два типа гамет А и а. Поэтому первый закон генетики называют **законом единообразия гибридов первого поколения**, или **законом доминирования**.

*Второй закон генетики:* гибриды F<sub>2</sub> получаются при самоопылении растений первого поколения. В результате этого происходит равновероятное слияние гамет с аллелями А и а и получение растений с красными и белыми цветками. В F<sub>2</sub> проявляются признаки обеих родительских форм в соотношении  $\frac{3}{4}$  доминантных и  $\frac{1}{4}$  рецессивных (3:1).

Среди  $\frac{3}{4}$  особей второго поколения  $\frac{1}{4}$  даст в F<sub>3</sub> нерасщепляющееся потомство (АА),  $\frac{2}{4}$  гетерозиготных растений (Аа) дадут расщепление в соотношении 3:1, а  $\frac{1}{4}$  гомозиготных растений (аа) останутся константными.

Второй закон генетики по предложению Г. де Фриза получил название **закона расщепления**, или **закона чистоты гамет**.

Понятия «генотип» и «фенотип» введены в генетику В. Иогансеном в 1909 г. **Генотипом** называется совокупность генов, локализованных в хромосомах данной особи, **фенотипом** – совокупность проявляющихся свойств и признаков данной особи.

В приведенном примере генотип – совокупность аллелей AA, Aa, aa, а фенотип – признак белой или красной окраски цветков.

При скрещивании двух чистых линий с различными признаками можно определить доминантность одного из них по проявляющемуся в F<sub>1</sub> признаку:

– при полном доминировании в F<sub>2</sub> выщепятся растения двух фенотипов в соотношении 3:1, где особей с доминантным признаком (красные цветки) около 75 %, а остальные 25 % растений будут белоцветковыми;

– при неполном доминировании в F<sub>1</sub> проявится промежуточный признак, а в F<sub>2</sub> произойдет расщепление как по генотипу, так и по фенотипу на три группы растений в соотношении 1 AA (красные) : 2 Aa (розовые) : 1 aa (белые);

– при кодоминировании признаки у гибридов первого поколения проявляются одновременно, так как в равной мере передаются от материнской и отцовской форм (наследование различных типов запасных белков в зерновках пшеницы и ячменя, окраски шерсти у животных, групп крови у человека).

### 3.3. Реципрокные, возвратные и анализирующие скрещивания

**Реципрокные скрещивания** – это скрещивания между двумя родительскими формами с генотипами AA и aa, проводимые по схеме, когда родительские компоненты меняются местами:

♀ AA × ♂ aa – прямое скрещивание;

♀ aa × ♂ AA – обратное скрещивание (см. рис. 22).

Реципрокные скрещивания применяются для выявления материнского эффекта за счет влияния наследственного материала цитоплазмы.

Скрещивание гибрида с родительской формой, гомозиготной по соответствующей паре аллелей, называется **возвратным скрещиванием**, или **беккроссом** (рис. 23).

Полученное потомство обозначают F<sub>v</sub>. Возвратное скрещивание гибрида F<sub>1</sub> с родительской формой, гомозиготной по доминантному аллелю (AA), в F<sub>v</sub> дает фенотипически одинаковые растения, имеющие генотипы AA и Aa в соотношении 1:1.

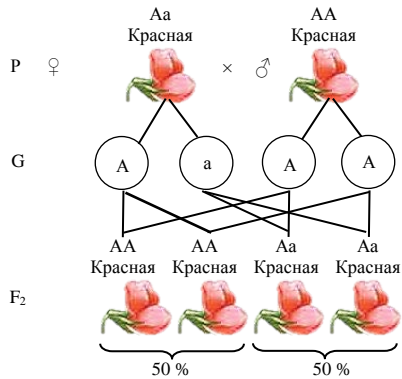


Рис. 23. Возвратное скрещивание гибридов с доминантной родительской формой

Данный тип скрещиваний применяют в том случае, если необходимо усилить у гибрида какой-либо признак или свойство одного из родителей.

Возвратное скрещивание гибрида  $F_1$  с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю ( $aa$ ), называется **анализирующим скрещиванием**  $F_a$  (рис. 24).

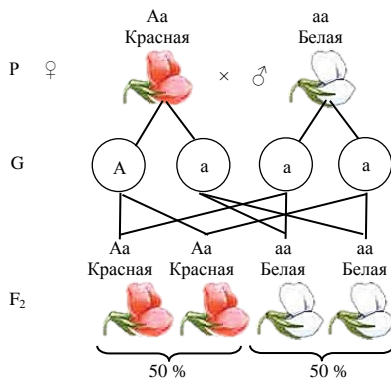


Рис. 24. Анализирующее скрещивание гибридов с рецессивной родительской формой

При этом в  $F_a$  образуются растения, имеющие генотипы  $Aa$  и  $aa$ , т. е. наблюдаются фенотипическое и генотипическое расщепления в

соотношении 1:1, получается  $\frac{1}{2}$  растений с доминантными признаками и  $\frac{1}{2}$  растений с рецессивными.

Анализирующее скрещивание позволяет выявить генотипическую структуру гибрида, т. е. установить, является он гомозиготным или гетерозиготным по изучаемому признаку.

### 3.4. Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков

Скрещивание между особями, различающимися по двум парам альтернативных признаков, называют **дигибридным**.

В одном из своих экспериментов Г. Мендель использовал растения гороха, различающиеся по форме и окраске семян. Он скрещивал между собой чистосортные растения с гладкими желтыми семенами и чистосортные растения с морщинистыми зелеными семенами. У всех растений  $F_1$  семена были гладкие и желтые, что полностью соответствовало первому закону генетики о единообразии первого поколения.

По результатам проведенных ранее моногибридных скрещиваний Г. Мендель уже знал, что эти признаки доминантны; теперь его интересовал характер и соотношение семян разных типов в поколении  $F_2$ , полученном от самоопыления растений  $F_1$ . Всего он собрал с растений  $F_2$  556 семян (табл. 3).

Таблица 3. Характер расщепления гибридов во втором поколении

Фенотипы растений $F_2$ по семенам	Количество растений, шт.	Соотношение	
		фактическое	теоретическое
Гладкие желтые	315	9,06	9
Морщинистые желтые	101	2,91	3
Гладкие зеленые	108	3,11	3
Морщинистые зеленые	32	0,92	1
Итого...	556	16	16

Соотношение разных фенотипов составляло примерно 9:3:3:1. На основании этих результатов Г. Мендель сделал следующие выводы:

– в поколении  $F_2$  кроме фенотипов родительских форм с гладкими желтыми семенами и морщинистыми зелеными появились две новые формы с признаками морщинистых желтых и гладких зеленых семян;

– для каждой пары признаков (гладкие – морщинистые, желтые – зеленые) получилось отношение 3:1, характерное для моногибридного скрещивания (423 гладких и 133 морщинистых, 416 желтых и 140 зеленых).

Эти результаты позволили Г. Менделю утверждать, что две пары признаков, наследственные факторы которых объединились в поколении  $F_1$ , в последующих поколениях разделяются и ведут себя независимо одна от другой, давая все возможные сочетания (рис. 25, табл. 4).

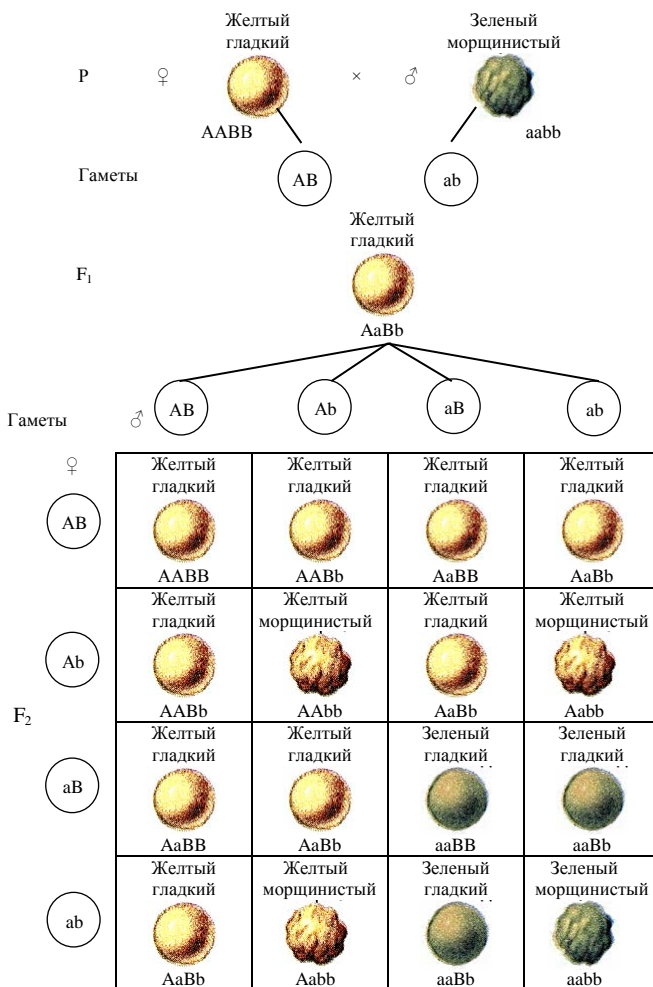


Рис. 25. Наследование окраски и характера поверхности семян у гороха

Таблица 4. Расщепление гибридов F<sub>2</sub> при дигибридном скрещивании

Фенотипический радикал	Фенотипический класс, признаки	Генотипический класс, генотипы	Гаметы	Частота встречаемости генотипов
A_B_	Желтые гладкие	AABB AABb AaBB AaBb		1 2 2 4 } 9
A_bb	Желтые морщинистые	AAbb Aabb		1 2 } 3
aaB_	Зеленые гладкие	aaBB aaBb		1 2 } 3
aabb	Зеленые морщинистые	aabb		1 1

На основании этого был открыт *третий закон генетики* – **закон независимого наследования признаков**, в основе которого лежит случайное (независимое) расхождение хромосом в анафазе мейоза I при образовании как мужских, так и женских половых гамет. Благодаря этому каждый признак из одной пары признаков может сочетаться с любым признаком из другой пары.

Знание закона независимого наследования признаков в поколениях гибридов имеет важное значение для селекции, так как с помощью метода внутривидовой гибридизации можно получать новый исходный материал с наиболее полным сочетанием хозяйственно ценных признаков подобранных пар для скрещивания.

Так, в результате независимого расхождения хромосом в анафазе I мейоза образуются женские и мужские гаметы с новым сочетанием генов. При их слиянии могут быть получены гомозиготные формы растений с новыми сочетаниями признаков. В нашем примере в ре-

зультате слияния таких гамет были получены гомозиготные рекомбинантные растения с желтыми морщинистыми (AAbb) и зелеными гладкими (aaBB) семенами.

### 3.5. Полигибридное скрещивание

Скрещивание между родительскими особями, различающимися по трем и более парам альтернативных признаков, называют **полигибридным**.

При различии родительских компонентов по трем признакам скрещивание называется **тригибридным**.

Подтверждение закона независимого наследования признаков проявляется при скрещивании константных разновидностей пшеницы, различающихся по окраске, остистости и опушенности колоса, у которых ген А контролирует красную окраску колоса, а – белую, В – безостый колос, в – остистый, С – опушенный колос, с – неопушенный.

При скрещивании, например, разновидности пшеницы *лютесценс*, имеющей белый безостый и неопушенный колос (aaBBcc), с разновидностью *барбаросса*, у которой колос красный, остистый и опушенный (AAbbCC), в первом поколении проявляются все доминантные признаки разновидности *пиротрикс* с красным безостым опушенным колосом в гетерозиготном состоянии генов (AaBbCc).

В силу действия первого закона генетики, закона доминирования все растения F<sub>1</sub> получаются единообразными. Тригибридное растение в результате независимого расхождения хромосом в анафазе I мейоза продуцирует по 8 типов женских и мужских гамет (ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc). Сочетаясь, они дадут в F<sub>2</sub> 64 комбинации, 27 генотипов и 8 фенотипов.

Таким образом, в соответствии со вторым законом генетики в F<sub>2</sub> происходит расщепление по фенотипу с проявлением 8 разновидностей ( $2^n = 2^3 = 8$ ). Выщепляются разновидности *пиротрикс* (П), *миллетурум* (М), *барбаросса* (Б), *велютинум* (В), *ферругинеум* (Ф), *лютесценс* (Л), *гостианум* (Г) и *эритроспермум* (Э) в соотношении 27П : 9М : 9Б : 9В : 3Ф : 3Л : 3Г : 1Э (табл. 5).

Результаты проведения гибридологического анализа на данном примере убедительно подтверждают существование **третьего закона генетики**, благодаря которому возникает комбинационная изменчивость за счет независимого наследования признаков, когда каждый признак из одной пары может сочетаться с любым признаком из другой пары.

Таблица 5. Расщепление гибридов F<sub>2</sub> и F<sub>3</sub> при тригибридном скрещивании

Фенотипический радикал разновидности	Гибриды F <sub>2</sub>		Гибриды F <sub>3</sub>	
	Фенотипический класс, признаки	Генотипический класс, генотипы	Выщепляющиеся разновидности	Соотношение разновидностей
27 A_B_C_ Пиротрикс (П)	Красный безостый опушенный колос	AABBCC AABVCC AABbCC AaBVCC AABbCc AaBVCC AaBbCC AaBbCc	П П, М П, Б П, В П, М, Б, Ф П, М, В, Л П, Б, В, Г П, М, Б, В, Ф, Л, Г, Э	constant 3:1 3:1 3:1 9:3:3:1 9:3:3:1 9:3:3:1 27:9:9:9:3:3:3:1
9 A_B_cc Мильтурум (М)	Красный безостый неопушенный колос	AABVcc AABbcc AaBVcc AaBbcc	М М, Ф М, Л М, Ф, Л, Э	constant 3:1 3:1 9:3:3:1
9 A_bbC_ Барбаросса (Б)	Красный остистый опушенный колос	AAbbCC AAbbCc AabbCC AabbCc	Б Б, Ф Б, Г Б, Ф, Г, Э	constant 3:1 3:1 9:3:3:1
9 aaB_C_ Велютинум (В)	Белый безостый опушенный колос	aaBVCC aaBVCC aaBbCC aaBbCc	В В, Л В, Г В, Л, Г, Э	constant 3:1 3:1 9:3:3:1
3 A_bbcc Ферругинеум (Ф)	Красный остистый неопушенный колос	AAbbcc Aabbcc	Ф Ф, Э	constant 3:1
3 aaB_cc Лютесценс (Л)	Белый безостый неопушенный колос	aaBVcc aaBbcc	Л Л, Э	constant 3:1
3 aabbC_ Гостианум (Г)	Белый остистый опушенный колос	aabbCC aabbCc	Г Г, Э	constant 3:1
1 aabbcc Эритро- спермум (Э)	Белый остистый неопушенный колос	aabbcc	Э	constant

Расщепление по фенотипу идет в соотношении 27 (красные безостые опушенные колосья) : 9 (красные безостые неопушенные колосья) : 9 (красные остистые опушенные колосья) : 9 (белые безостые

опушенные колосья) : 3 (красные остистые неопушенные колосья) : 3 (белые безостые неопушенные колосья) : 3 (белые остистые опушенные колосья) : 1 (белые остистые неопушенные колосья), т. е. образуется 8 фенотипически отличающихся разновидностей.

Расщепление по генотипу идет в соотношении 1 (AABBCC) : 2 (AABBcc) : 2 (AABbCC) : 2 (AaBBCC) : 4 (AABbCc) : 4 (AaBBcc) : 4 (AaBbCC) : 8 (AaBbCc) : 1 (AABBcc) : 2 (AABbcc) : 2 (AaBBcc) : 4 (AaBbcc) : 1 (AAbbCC) : 2 (AAbb Cc) : 2 (AabbCC) : 4 (AabbCc) : 1 (aaBBCC) : 2 (aaBBcc) : 2(aaBbCC) : 4 (aaBbCc) : 1 (AAbbcc) : 2 (Aabbcc) : 1 (aaBBcc) : 2 (aaBbcc) : 1 (aabbCC) : 2 (aabbCc) : 1 (aabbcc), т. е. образуется 27 генотипических классов, из которых в F<sub>3</sub> выщепляются соответствующие разновидности в определенных соотношениях (табл. 5).

### 3.6. Краткое изложение сути гипотез Г. Менделя

Гипотезы Г. Менделя, предложенные им в 1865 г., получили признание, и на их основе была построена вся современная генетика.

1. Каждый признак данного организма контролируется парой аллелей.

2. Если организм содержит два различных аллеля данного признака, то один из них (доминантный) проявляется полностью, подавляя проявление другого (рецессивного) и обеспечивая единообразие гибридов первого поколения (*закон доминирования*).

3. При мейозе гомологичные хромосомы расходятся по образующимся половым клеткам, каждая гамета получает по одной из каждой пары аллелей (*закон расщепления*).

4. При образовании мужских и женских гамет в каждую из них может попасть любой аллель из одной пары вместе с любым другим из другой пары (*закон независимого наследования признаков*).

5. Все аллели передаются из поколения в поколение как дискретные неизменяющиеся единицы. Каждый организм наследует по одному аллелю каждого признака того или другого родителя.

### 3.7. Условия проявления законов генетики

Законы, установленные Г. Менделем, применимы к растениям, животным, человеку. Однако действие этих законов может осуществляться только при определенных условиях:

- скрещивание гомозиготных форм на диплоидном уровне;
- нахождение генов в негомологичных хромосомах;
- равновероятное образование гамет всех возможных типов;
- одновременное созревание мужских и женских половых гамет всех типов;
- отсутствие селективности при оплодотворении гаметами всех типов и равновероятная выживаемость мужских и женских гамет всех типов;
- отсутствие селективности в выживаемости зигот всех возможных генотипов;
- равновероятная выживаемость изучаемых организмов;
- проведение экспериментов в условиях, не препятствующих нормальному развитию изучаемых признаков;
- обеспечение в эксперименте получения достаточного числа особей.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Общепринятые символы и условные обозначения при проведении генетических исследований с гибридами.
2. Сущность гибридологического анализа и использование метода  $\chi^2$  при статистической обработке результатов расщепления гибридов второго и последующих поколений.
3. Определение понятий «доминантность» и «рецессивность», «гомозиготность» и «гетерозиготность», «генотип» и «фенотип».
4. Моногибридное скрещивание и сущность первого закона генетики – закона доминирования или единообразия гибридов  $F_1$ .
5. Дигибридное скрещивание и проявление второго закона генетики – закона расщепления.
6. Тригибридное скрещивание и третий закон генетики – закон независимого наследования признаков.
7. Особенности характера расщепления  $F_2$  при полном и неполном доминировании.
8. Закономерности расщепления гибридов  $F_2$  при моно-, ди- и тригибридных скрещиваниях.
9. Возвратные и анализирующие скрещивания, необходимость их проведения.
10. Характер проявления признаков в  $F_1$  и расщепление гибридов  $F_2$ , полученных от возвратных и анализирующих скрещиваний.
11. Сущность гипотез Г. Менделя и условия проявления законов генетики.

## 4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

### 4.1. Взаимодействие аллельных и неаллельных генов

В природе при наследовании признаков происходит аллельное и неаллельное взаимодействие генов.

**Взаимодействие аллельных генов** происходит между генами, находящимися в одной паре гомологичных хромосом, и проявляется в виде полного доминирования, неполного доминирования, кодоминирования и плейотропии.

**Полное доминирование** – такая форма взаимодействия между аллелями одного гена, при которой доминантный ген у гетерозиготного организма подавляет проявление рецессивного гена, что обеспечивает единообразие гибридов первого поколения. Полное доминирование широко распространено в природе, имеет место при наследовании, например, окраски цветков, окраски и формы семян гороха.

**Неполное доминирование** – это форма взаимодействия, при которой у гетерозиготного организма доминантный ген не полностью подавляет рецессивный ген, вследствие чего проявляется промежуточный признак. Имеет место при наследовании розовой окраски цветков при скрещивании белоцветковой и красноцветковой ночной красавицы и львиного зева, розовой окраски ягод у земляники.

При **кодоминировании** у гибридов  $F_1$  одновременно проявляются признаки обоих родительских компонентов. Имеет место при наследовании групп крови у человека по системе АВО, взаимодействии гомологичных электрофоретических спектров запасных белков глиадинов у пшеницы.

**Плейотропия** – явление, при котором один ген детерминирует развитие и фенотипическое проявление нескольких признаков. Например, у растений гороха ген красной окраски цветков контролирует также образование темной окраски кожуры семян и красно-фиолетового пятна у основания прилистников. У персидской пшеницы доминантный ген черной окраски колоса одновременно вызывает опушение колосовых чешуй. При этом весь комплекс признаков, детерминируемых одним геном плейотропного действия, наследуется в процессе всего онтогенеза по типу обычного моногибридного скрещивания.

**Взаимодействие неаллельных генов** происходит между генами, находящимися в разных аллельных парах негомологичных хромосом.

Наиболее широко известно так называемое комплементарное взаимодействие (комплементарность), эпистатическое взаимодействие (эпистаз), полимерное взаимодействие (полимерия).

Каждая из этих форм приводит к определенным новообразованиям и характерным изменениям известных числовых соотношений при расщеплении в  $F_2$  по сравнению с гибридами, у которых изучается наследование двух пар генов (дигибридное скрещивание).

#### 4.2. Комплементарное взаимодействие генов

**Комплементарными** называются неаллельные гены, которые раздельно не проявляют своего действия, а при совместном сочетании в генотипе в гомозиготном или гетерозиготном состоянии обуславливают развитие нового признака.

При этом признак развивается в результате взаимодействия двух ферментов, которые образуются под контролем двух неаллельных генов.

Явление комплементарного взаимодействия генов очень широко распространено в природе и часто наблюдается в селекционной практике. При этом в зависимости от того, имеет ли комплементарный ген собственное фенотипическое проявление, в  $F_2$  может быть следующее расщепление гибридов по данному признаку:

- 9:7;
- 9:3:4;
- 9:3:3:1;
- 9:6:1.

*Расщепление в  $F_2$  в соотношении 9:7* может быть в том случае, если комплементарный ген не имеет собственного фенотипического проявления.

Впервые это явление было открыто У. Бэтсоном и Р. Пеннетом (1906) при изучении наследования окраски цветков у горошка душистого. При скрещивании двух гомозиготных сортов, имеющих белую окраску цветков, в  $F_1$  все растения имели пурпурную окраску цветков, а в  $F_2$  наблюдалось расщепление в соотношении  $9/16$  растений с пурпурными цветками и  $7/16$  с белыми (рис. 26).

Такой характер расщепления может быть в том случае, когда пурпурная окраска цветков обеспечивается двумя комплементарными доминантными генами ( $A\_B\_$ ). Характер проявления данного признака – белая или пурпурная окраска цветков – контролируется различным сочетанием доминантных и рецессивных аллелей данных генов.

Горошек душистый

Окраска цветков:

A<sub>-</sub>V<sub>-</sub> – пурпурная;

A – белая;

V – белая;

aabb – белая.

Р ♀ <sup>белая</sup> AABb × ♂ <sup>белая</sup> aaBB

F<sub>1</sub> <sup>пурпурная</sup> AaBb

G 

AB	Ab	aB	ab
----	----	----	----

F<sub>2</sub>

A <sub>-</sub> V <sub>-</sub>	пурпурная	9/16	}	7/16
A <sub>-</sub> bb	белая	3/16		
aaV <sub>-</sub>	белая	3/16		
aabb	белая	1/16		

Рис. 26. Наследование окраски цветков у горошка душистого при комплементарном взаимодействии двух пар генов с расщеплением в F<sub>2</sub> в соотношении 9 (пурпурные) : 7 (белые)

Аналогичный характер проявления комбинационной изменчивости наблюдается и при изучении наследования алкалоидности у люпина. При скрещивании двух безалкалоидных образцов, отличающихся наличием рецессивных генов в генотипе (♀ AAll × ♂ aaLL), образуются алкалоидные гибриды F<sub>1</sub> (AaLl), у которых синтезируется алкалоид люпинин за счет комплементарного взаимодействия доминантных генов A и L. Во втором поколении происходит расщепление на алкалоидные и безалкалоидные фенотипы в соотношении 9:7. Алкалоидными будут те растения, у которых в генотипе будут находиться оба доминантных гена (AALL, AALl, AaLL, AaLl), а при отсутствии одного или обоих доминантных генов растения будут безалкалоидными (AAll, Aall, aaLL, aaLl, aall).

**Расщепление 9:3:4** наблюдается в том случае, если доминантный ген, обуславливающий признак, проявляет себя по-разному в присутствии доминантного и рецессивного аллелей комплементарного гена.

Например, у люпина узколистного при скрещивании гомозиготных белоцветковых растений с розовоцветковыми гибриды  $F_1$  проявляют синюю окраску цветков, а в  $F_2$  наблюдается расщепление в соотношении 9 (синецветковые) : 3 (розовоцветковые) : 4 (белоцветковые) из 16 возможных сочетаний (рис. 27).

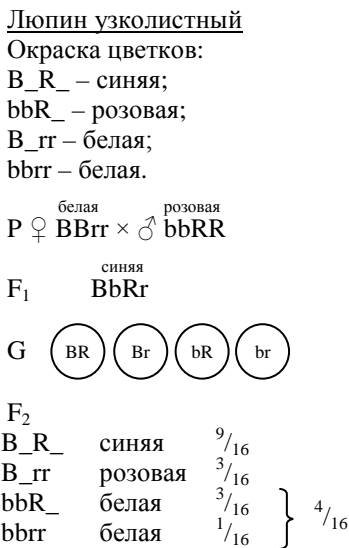


Рис. 27. Наследование окраски цветков у люпина узколистного при комплементарном взаимодействии двух пар генов с расщеплением в  $F_2$  в соотношении 9 (синие) : 3 (розовые) : 4 (белые)

В этом случае синяя окраска цветков обеспечивается взаимодействием доминантных аллелей  $V\_R\_ -$ , розовая – одним доминантным аллелем  $bbR\_ -$ , а белоцветковые растения имеют генотипы  $V\_rr$  или  $bbrr$ , что свидетельствует о том, что доминантный аллель  $V$  не имеет собственного фенотипического проявления.

**Расщепление 9:3:3:1** может быть в том случае, если каждый из комплементарных генов имеет собственное фенотипическое проявление.

Так, например, у озимой ржи при скрещивании растений, имеющих коричневую окраску зерновок (генотип  $AAbb$ ), с растениями, имеющими желтую окраску зерновок (генотип  $aaBB$ ), гибриды  $F_1$  имеют

серо-зеленую окраску зерновок (рис. 28). В F<sub>2</sub> наблюдается расщепление в соотношении  $\frac{9}{16}$  с серо-зеленой окраской зерновок (A\_B\_),  $\frac{3}{16}$  с коричневой (A\_bb),  $\frac{3}{16}$  с желтой (aaB\_) и  $\frac{1}{16}$  с белой окраской зерновок (aabb).

Озимая рожь

Окраска зерновки:

A\_B\_ – серо-зеленая;

A\_bb – коричневая;

aaB\_ – желтая;

aabb – белая.

$\begin{matrix} \text{коричневая} & & \text{желтая} \\ \text{P} \text{ ♀ } \text{AA} \text{bb} \times \text{♂ } \text{aa} \text{BB} \end{matrix}$

$\begin{matrix} \text{серо-зеленая} \\ \text{F}_1 \text{ AaBb} \end{matrix}$

G 

$\begin{matrix} \text{F}_2 \\ \text{A}_- \text{B}_- & \text{серо-зеленая} & \frac{9}{16} \\ \text{A}_- \text{bb} & \text{коричневая} & \frac{3}{16} \\ \text{aaB}_- & \text{желтая} & \frac{3}{16} \\ \text{aabb} & \text{белая} & \frac{1}{16} \end{matrix}$

Рис. 28. Наследование окраски семян у озимой ржи при комплементарном взаимодействии двух пар генов с расщеплением в F<sub>2</sub> в соотношении

9 (серо-зеленые) : 3 (коричневые) : 3 (желтые) : 1 (белые)

Аналогичный характер наследования признаков наблюдается у томатов по окраске плодов. Например, при скрещивании сорта с желтой окраской плодов (rrTT) с сортом, имеющим оранжевую окраску плодов (RRtt), гибриды F<sub>1</sub> получаются красноплодными (RrTt). В F<sub>2</sub> проявляется комбинационная изменчивость с выщеплением растений с красной, оранжевой, желтой и желто-оранжевой окраской плодов в соотношении 9 R\_T\_ : 3 R\_tt : 3 rrT\_ : 1 rrrt.

**Расщепление 9:6:1** наблюдается в том случае, если комплементарные гены каждый в отдельности обуславливают одинаковое проявление признака, а при совместном сочетании в генотипе в доминантном и рецессивном состоянии детерминируют новое его фенотипическое проявление.

По такому типу комплементарного взаимодействия генов наследуется форма плодов у тыквы. Растения могут иметь сферическую, дисковидную и удлиненную форму плодов. При скрещивании двух гомозиготных сортов с различными доминантными генами, имеющих сферическую форму плодов, в  $F_1$  получают растения с дисковидными плодами, а в  $F_2$  наблюдается расщепление в соотношении  $\frac{9}{16}$  частей растений с дисковидной формой плодов ( $A\_B\_$ ) :  $\frac{6}{16}$  частей растений со сферическими плодами ( $A\_bb$  и  $aaB\_$ ) :  $\frac{1}{16}$  часть растений с плодами удлиненной формы ( $aabb$ ) (рис. 29).

Тыква

Форма плодов:

$A\_B\_$  – дисковидная;

$A\_bb$  – сферическая;

$aaB\_$  – сферическая;

$aabb$  – удлиненная.

сферическая      сферическая  
 $P \quad \text{♀} \quad aaBB \times \text{♂} \quad AA\text{bb}$

дисковидная  
 $F_1 \quad \quad \quad AaBb$

G      

$F_2$

$A\_B\_$	дисковидная	$\frac{9}{16}$	} $\frac{6}{16}$
$A\_bb$	сферическая	$\frac{3}{16}$	
$aaB\_$	сферическая	$\frac{3}{16}$	
$aabb$	удлиненная	$\frac{1}{16}$	

Рис. 29. Наследование формы плодов у тыквы при комплементарном взаимодействии двух пар генов с расщеплением в  $F_2$  в соотношении 9 (дисковидные) : 6 (сферические) : 1 (удлиненные)

В ряде случаев при объединении дополнительных генов, разоб- щенных в процессе селекции, возникают признаки, свойственные исходным формам (красная окраска цветков у гороха, дисковидная форма плодов у тыквы, серо-зеленая окраска семян у ржи, алкалоидность семян и зеленой массы у люпина), т. е. происходит возврат к признакам диких предков.

### 4.3. Эпистатическое взаимодействие генов

Несколько другое расщепление в  $F_2$  получается при взаимодействии генов по типу эпистаза. **Эпистазом** называется взаимодействие неаллельных генов, при котором один из них подавляет (ингибирует) фенотипическое проявление другого.

Различают доминантный и рецессивный типы эпистаза. При **доминантном эпистазе** доминантный ген одной аллельной пары не допускает фенотипического проявления генов другой аллельной пары ( $A > B, bb$ ), а при **рецессивном эпистазе** рецессивные гены одной аллельной пары не допускают проявления генов другой аллельной пары ( $aa > B, bb$ ).

Ген, подавляющий действие другого неаллельного гена и не имеющий собственного фенотипического проявления, называется **супрессором**, или **ингибитором**.

Ингибирующее действие может также оказывать доминантный ген неаллельной пары, имеющий собственное фенотипическое проявление. В этом случае ген, подавляющий действие другого гена, называется **эпистатическим**, а подавляемый – **гипостатическим**.

Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру противоположно комплементарному взаимодействию. При эпистазе фермент, образующийся под контролем одного гена, полностью подавляет или нейтрализует действие фермента, контролируемого другим геном.

При доминантном эпистазе расщепление в  $F_2$  может идти в соотношении 12:3:1 или 13:3.

Если эпистатический ген имеет фенотипическое проявление, то **расщепление в  $F_2$**  будет соответствовать **соотношению 12:3:1**. Такое соотношение проявляется по окраске семян у овса (рис. 30).

#### Овес

Окраска семян:

$A > B$  – черная;

$B$  – серая;

$a$  – белая;

$b$  – не влияет на проявление окраски.

$P \quad \overset{\text{черная}}{\text{♀}} \quad AAbb \times \overset{\text{серая}}{\text{♂}} \quad aaBB$

$F_1 \quad \overset{\text{черная}}{AaBb}$

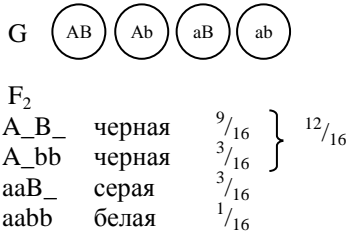


Рис. 30. Наследование окраски семян у овса при эпистатическом взаимодействии двух пар генов с расщеплением в F<sub>2</sub> в соотношении 12 (черные) : 3 (серые) : 1 (белые)

Аналогичные закономерности наблюдаются у тыквы по окраске плодов, которая зависит от эпистатического взаимодействия генов W и Y. Ген W обуславливает проявление белой окраски, Y – желтой, причем ген Y является гипостатичным по отношению к гену W. В связи с этим окраска плодов оказывается белой при наличии в генотипе обоих доминантных генов W и Y или одного первого W. Ген Y проявляет желтую окраску плодов только при отсутствии доминантного эпистатичного гена W. При гомозиготном сочетании обоих рецессивных генов wwyy плоды имеют зеленую окраску даже при полном созревании.

При скрещивании белоплодных растений с генотипом WWYY с растениями, имеющими зеленые плоды и генотип wwyy, в F<sub>1</sub> все растения будут иметь белые плоды, а в F<sub>2</sub> будут выщепляться белоплодные, желтоплодные и зеленоплодные растения в соотношении 12:3:1.

Если гипостатичный ген имеет тот же фенотипический эффект, что и доминантный эпистатичный ген, то в F<sub>2</sub> **расщепление** гибридов будет происходить в **соотношении 13:3**. Такую закономерность можно проследить на примере характера наследования белой и красной окраски зерновки у кукурузы (рис. 31).

### Кукуруза

Окраска зерновки:

A – красная;

a – белая;

B > A – белая;

b – не влияет на проявление окраски.

Р ♀ <sup>белая</sup> AABB × ♂ <sup>белая</sup> aabb

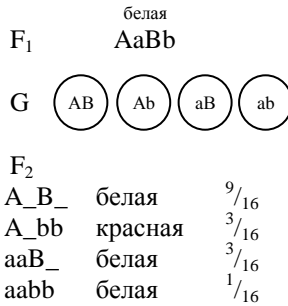


Рис. 31. Наследование окраски зерновки у кукурузы при эпистатическом взаимодействии двух пар генов с расщеплением в F<sub>2</sub> в соотношении 13 (белые) : 3 (красные)

В зависимости от генотипа у кукурузы зерновки могут быть красными и белыми. Образование красной окраски может подавляться эпистатичным геном В, обуславливающим белую окраску. В этом случае все растения, имеющие генотипы А\_В\_, aaВ\_ и aabb, будут иметь зерновки с белой окраской. Красная окраска зерновки может быть только у растений с генотипом А\_bb, когда ген А не подавляется эпистатичным геном В.

#### 4.4. Полимерное взаимодействие генов

**Полимерным взаимодействием генов (полимерией)** называется однозначное влияние двух, трех или более неаллельных генов на развитие одного и того же признака.

Такие гены называются *полимерными*, или *множественными*, и обозначаются одинаковыми буквами с соответствующими индексами А<sub>1</sub>А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>А<sub>2</sub>А<sub>3</sub>А<sub>3</sub> или а<sub>1</sub>а<sub>1</sub>а<sub>2</sub>а<sub>2</sub>а<sub>3</sub>а<sub>3</sub> и т. д.

Полимерные гены полигенно контролируют практически все хозяйственно ценные свойства и признаки культурных растений: высоту растений, продолжительность вегетационного периода, массу 1000 зерен, число зерен, масличность и содержание белка в семянках подсолнечника, длину волокна у льна, содержание сахара в корнеплодах сахарной свеклы.

Полимерные гены могут иметь кумулятивный (суммирующий) и некумулятивный эффект.

В случае **некумулятивной полимерии** развитие признака обуславливается наличием в генотипе любого числа соответствующих доминантных аллелей полимерных генов.

Наглядным примером некумулятивной полимерии может служить наследование формы плода у растений пастушьей сумки, которая контролируется двумя или тремя парами полимерных генов. Для фенотипического проявления треугольной формы стручка достаточно наличие одного доминантного аллеля полимерных генов. Растения с генотипами  $a_1a_1a_2a_2$  или  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$  будут формировать стручки овальной формы. В зависимости от числа пар полимерных генов расщепление гибридов в  $F_2$  будет соответствовать 15:1, 63:1, 255:1 и т. д. (рис. 32).

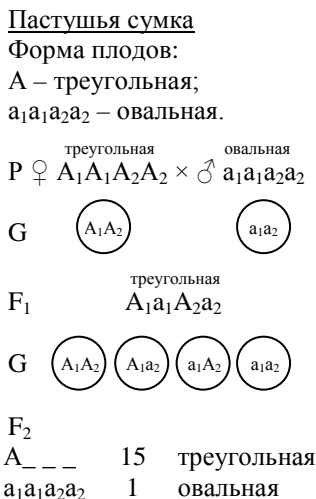


Рис. 32. Наследование формы плодов у пастушьей сумки при взаимодействии некумулятивных полимерных генов с расщеплением в  $F_2$  в соотношении 15 (треугольные) : 1 (овальные)

Если родительские формы будут различаться по двум парам генов, то расщепление в  $F_2$  произойдет в соотношении 15 частей растений с треугольными стручками к 1 части растений с овальными стручками (15:1), по трем парам – соответственно 63:1.

**Кумулятивной (суммирующей) полимерией** называется такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления

признака зависит от числа доминантных и рецессивных аллелей соответствующих генов, содержащихся в генотипе данной особи.

Классическим примером суммирующего взаимодействия полимерных генов можно назвать опыты Нильсона-Эле, который при изучении наследования окраски зерновки пшеницы в 1908 г. установил, что этот признак обусловлен взаимодействием двух или трех пар кумулятивных полимерных генов.

При скрещивании гомозиготных образцов со светло-красными семенами, обусловленными двумя парами различных полимерных доминантных генов, полученные гибриды  $F_1$  имели такие же светло-красные семена, как и родительские формы, так как в их генотипах находилось одинаковое количество доминантных генов (рис. 33).

### Пшеница

Окраска зерновки:

$A_1A_1a_2a_2, a_1a_1A_2A_2$  – светло-красная.

$P \quad \overset{\text{светло-красная}}{\text{♀}} \quad A_1A_1a_2a_2 \times \overset{\text{светло-красная}}{\text{♂}} \quad a_1a_1A_2A_2$

$F_1 \quad \overset{\text{светло-красная}}{A_1a_1A_2a_2}$

$G \quad \begin{matrix} \textcircled{A_1A_2} & \textcircled{A_1a_2} & \textcircled{a_1A_2} & \textcircled{a_1a_2} \end{matrix}$

$F_2$

4A	1	темно-красная
3A+1a	4	красная
2A+2a	6	светло-красная
1A+3a	4	бледно-красная
4a	1	белая

Рис. 33. Наследование окраски семян у пшеницы, обусловленное взаимодействием двух пар полимерных кумулятивных генов с расщеплением в  $F_2$  в соотношении 15 (красные различной интенсивности) : 1 (белые)

Во втором поколении произошло расщепление на красnozерные и белозерные формы в соотношении 15:1. Интенсивность окрашивания семян от темно-красных до красных, светло-красных и бледно-красных связано с количеством доминантных генов. Гомозиготные формы по всем парам рецессивных генов будут иметь белые зерновки.

Плотность колоса у ячменя зависит от длины членика колосового стержня и связана с количеством доминантных генов. Чем больше доминантных генов, тем длиннее оказывается членик колосового стержня и колос формируется более рыхлым. Поэтому у рыхлоколосой разновидности *нутанс* величина этого показателя составляет 3,35 мм, у плотноколосой разновидности *эректум* – 2,26 мм и у разновидности с очень плотным колосом зеокритум – 1,15 мм (рис. 34).

### Ячмень

Плотность колоса:

$A_1A_1a_2a_2, a_1a_1A_2A_2$  – плотный колос.

$P \quad \overset{\text{плотный}}{\text{♀}} \quad A_1A_1a_2a_2 \times \overset{\text{плотный}}{\text{♂}} \quad a_1a_1A_2A_2$

$F_1 \quad \overset{\text{плотный}}{A_1a_1A_2a_2}$

$G \quad \begin{array}{cccc} \textcircled{A_1A_2} & \textcircled{A_1a_2} & \textcircled{a_1A_2} & \textcircled{a_1a_2} \end{array}$

$F_2$				
$4A$	1	рыхлый	}	$5/16$
$3A+1a$	4	рыхлый		
$2A+2a$	6	плотный	}	$6/16$
$1A+3a$	4	очень плотный		
$4a$	1	очень плотный	}	$5/16$

Рис. 34. Наследование плотности колоса у ячменя, обусловленное взаимодействием двух пар полимерных кумулятивных генов с расщеплением в  $F_2$  в соотношении 5 (рыхлые) : 6 (плотные) : 5 (очень плотные)

При кумулятивной полимерии у гибридов  $F_2$  наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака, а также **трангрессия** – выщепление в  $F_2$  потомков с более сильным или более слабым выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов  $F_1$ .

Сущность явления трангрессии состоит в усилении или ослаблении какого-либо признака у гибридов  $F_2$  по сравнению с родительскими формами. Появление растений с более ценным выражением признака называется **положительной трангрессией**, с менее ценным – **отрицательной трангрессией**. Например, при скрещивании расте-

ний ячменя, имеющих среднюю плотность колоса, в F<sub>2</sub> может быть выщепление растений с более плотным и с более рыхлым колосом, чем это было у исходных родительских сортов.

При этом усиление признака может быть получено при скрещивании родительских форм с одинаковым по выраженности признаком. В результате в F<sub>2</sub> появляются нерасщепляющиеся (константные) формы с более сильным выражением соответствующего признака, чем это было у обеих родительских форм. Это происходит, когда одна или обе родительские формы не обладают крайней степенью выражения какого-либо признака, который может дать данная генетическая система. В этом случае они имеют доминантные и рецессивные аллели в разных локусах хромосом.

Примером наследования признаков, обусловленных кумулятивными полимерными генами, может служить также наследование длины початка у кукурузы (рис. 35).

### Кукуруза

Длина початка:

A – 5 см;

a – 2 см.

P ♀ <sup>14 см</sup> A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub> × ♂ <sup>14 см</sup> a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>

F<sub>1</sub> <sup>14 см</sup> A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub>

G 

F<sub>2</sub>

4A	1	20 см
3A+1a	4	17 см
2A+2a	6	14 см
1A+3a	4	11 см
4a	1	8 см

Рис. 35. Наследование длины початка у кукурузы, обусловленное взаимодействием двух пар полимерных кумулятивных генов с расщеплением в F<sub>2</sub> в соотношении

1 (20 см) : 4 (17 см) : 6 (14 см) : 4 (11 см) : 1 (8 см)

Высота растений контролируется рецессивными и доминантными кумулятивными полимерными генами (рис. 36). Источники короткостебельности пшеницы могут обладать одной парой рецессивных полимерных генов (Лерма Роха), двумя (Санора 64) и тремя парами (Норин 10, Мексика 50).

### Пшеница

Длина стебля:

$l_1l_1l_2l_2l_3l_3$  – Норин 10;

$1l = 10$  см;

$L_1L_1L_2L_2L_3L_3$  – Капылянка;

$1L = 25$  см.

P ♀  $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$  <sup>60 см</sup> × ♂  $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$  <sup>150 см</sup>

F<sub>1</sub>  $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$  <sup>105 см</sup>

F <sub>2</sub>		♂							
		$L_1L_2L_3$	$L_1L_2l_3$	$L_1l_2L_3$	$l_1L_2L_3$	$L_1l_2l_3$	$l_1L_2l_3$	$l_1l_2L_3$	$l_1l_2l_3$
♀	$L_1L_2L_3$	6+0 150	5+1 135	5+1 135	5+1 135	4+2 120	4+2 120	4+2 120	3+3 105
	$L_1L_2l_3$	5+1 135	4+2 120						2+4 90
	$L_1l_2L_3$	5+1 135		4+2 120					2+4 90
	$l_1L_2L_3$	5+1 135			4+2 120				2+4 90
	$L_1l_2l_3$	4+2 120				2+4 90			1+5 75
	$l_1L_2l_3$	4+2 120					2+4 90		1+5 75
	$l_1l_2L_3$	4+2 120						2+4 90	1+5 75
	$l_1l_2l_3$	3+3 105	2+4 90	2+4 90	2+4 90	1+5 75	1+5 75	1+5 75	0+6 60

Рис. 36. Характер наследования высоты растений у пшеницы при полимерном взаимодействии кумулятивных генов короткостебельности (ориг.)

Используются в качестве источников и такие образцы, как Том Пус и Том Самб, у которых имеется три пары доминантных генов короткостебельности. Установлено, что ген короткостебельности  $l$  обеспечивает рост растения в высоту на 10 см, а обычный ген  $L$  дает прирост стеблей на 25 см.

Если скрестить короткостебельный сорт Норин 10 ( $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$ ) с длинностебельным сортом Капылянка ( $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$ ), то можно выявить закономерности наследования высоты стебля у растений, изучить характер проявления комбинационной изменчивости и определить потенциальные возможности проведения отбора при селекции на короткостебельность и устойчивость к полеганию высокоурожайных сортов (см. рис. 36).

#### 4.5. Модифицирующее действие генов

Гены основного действия называются **олигогенами**. Одновременно с ними на развитие признака могут оказывать влияние другие гены, получившие название **генов-модификаторов**. Они усиливают (усилители) или ослабляют (ингибиторы, супрессоры) фенотипическое проявление олигогена.

Действие гена-модификатора зависит от генотипа особи, условий произрастания растений и состояния, обуславливающего развитие признака в зависимости от температуры, влажности, освещенности, фотопериода.

Гены-модификаторы обычно не имеют собственного фенотипического проявления, а обуславливают степень проявления признака, контролируемого олигогеном. Если ген-модификатор находится в генотипе в рецессивном состоянии, он обычно не оказывает влияния на признак, если в доминантном, то влияет на характер проявления признака в значительной степени.

Например, рецессивный олигоген  $h$  у одних сортов томата под влиянием гена-модификатора может обусловить прекращение верхушечного роста стебля после образования первой цветочной кисти, у других – после седьмой.

Любые гены в организме в одно и то же время могут быть генами «главного действия» по одним признакам и генами-модификаторами по другим. Так, у люпина узколистного кроме основных генов, определяющих окраску цветков, имеются доминантные и рецессивные гены-проявители, в зависимости от наличия которых проявление комбинационной изменчивости происходит неодинаково. Установлено,

что фенотипическое проявление окраски цветков зависит от трех пар основных генов ( $B\_R\_V\_$ ) и корректирующего действия гена-проявителя ( $F$ ). При скрещивании синецветковых сортов люпина Беляковский 484 и Борре с белоцветковым сортом Белорусский 155 в  $F_2$  произошло расщепление не в соотношении 3:1, а в соотношении 5,4:1 (54:10) по схеме тригибридного скрещивания при наличии рецессивного гена-проявителя ( $f$ ). При наличии трех пар генов (тригибридное скрещивание), как известно, из 64 возможных сочетаний различных типов гамет во втором поколении должны выщепиться 8 фенотипов в соотношении 27:9:9:9:3:3:3:1, но при отсутствии доминантного гена-проявителя образуются только крайние фенотипы (синецветковые и белоцветковые). Все растения с тремя и двумя доминантными генами ( $27 + 9 + 9 + 9 = 54$ ) образуют синие цветки, а остальные, имеющие по одному доминантному гену в гомозиготном или гетерозиготном состоянии или представляющие полный рецессив ( $3 + 3 + 3 + 1 = 10$ ), будут белоцветковыми.

### Вопросы для самоконтроля

1. Типы взаимодействия аллельных генов.
2. Наследование признаков при полном и неполном диминировании.
3. Типы взаимодействия неаллельных генов.
4. Комплементарное взаимодействие неаллельных генов (комплементарность).
5. Типы расщепления в  $F_2$  при участии различных комплементарных генов.
6. Признаки, проявляющиеся под действием различных типов комплементарных генов.
7. Эпистатическое взаимодействие неаллельных генов (эпистаз).
8. Особенности расщепления в  $F_2$  при эпистазе.
9. Примеры наследования признаков по типу эпистаза.
10. Полимерное взаимодействие группы однотипных генов (полимерия).
11. Характер наследования признаков и расщепление в  $F_2$  при некумулятивной полимерии.
12. Характер наследования признаков и расщепление в  $F_2$  при кумулятивной полимерии.
13. Примеры признаков, контролируемых полимерными генами.
14. Олигогены и гены-модификаторы.

## 5. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

### 5.1. Создание и основные положения хромосомной теории наследственности

Законы наследственности, установленные впервые Г. Менделем, были вторично открыты в 1900 г. почти одновременно и независимо друг от друга тремя учеными – Г. де Фризом в Голландии, К. Корренсом в Германии и Э. Чермаком в Австрии. Этот год официально считается датой рождения генетики.

К. Корренс сформулировал выводы Г. Менделя в виде двух законов и ввел термин «фактор (ген)», тогда как Г. Мендель для описания единицы наследственности пользовался словом «элемент». В 1909 г. В. Иогансен заменил термин «фактор» термином «ген».

Впервые идею связи между хромосомами и генами выдвинули в 1903 г. американский цитолог У. Сэттон и немецкий эмбриолог Т. Бовери, которые установили следующее:

1. Диплоидные наборы хромосом состоят из двух сходных гаплоидных наборов.

2. В процессе мейоза каждая гамета получает только одну хромосому из каждой гомологичной пары.

3. Гены являются частью хромосом, причем каждая гомологичная хромосома несет по одному гену каждого признака.

4. Поскольку число признаков у любого организма во много раз больше числа его хромосом, каждая хромосома должна содержать множество генов.

Эти положения легли в основу нового направления в генетике – **хромосомной теории наследственности**.

В 1905 г. Э. Вильсон сформулировал положения хромосомного определения пола. Дальнейшее развитие классической генетики связано со школой американского биолога Т. Моргана, создавшего совместно с А. Стертевантом, К. Бриджесом и Г. Меллером хромосомную теорию наследственности. Ее сущность заключается в следующем:

1. Основными материальными носителями наследственности являются хромосомы с локализованными в них генами.

2. Гены расположены в хромосомах линейно в особых участках (локусах) на определенном расстоянии друг от друга.

3. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе.

4. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и является постоянным для каждого вида.

5. Сцепление генов может нарушаться в результате кроссинговера – обмена гомологичными участками гомологичных хромосом.

6. Расстояние между генами пропорционально проценту кроссинговера между ними.

## 5.2. Характер наследования признаков при независимом и сцепленном наследовании

При *независимом наследовании* гены, контролирурующие признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом. Все обсуждавшиеся до этого ситуации при моно-, ди- и тригибридном скрещивании относились к независимому наследованию (рис. 37).

Горох  
Окраска семян;  
Характер поверхности семян.  
[ A – желтые семена;  
a – зеленые;  
B – гладкие семена;  
b – морщинистые.  
Генотип F<sub>1</sub>      $\frac{A}{a}$       $\frac{B}{b}$

Рис. 37. Схема записи генов и генотипов при независимом наследовании

В связи с тем что число гомологичных пар хромосом у животных и растений значительно меньше, чем количество генов, контролирующих наследование признаков и свойств, естественно предположить, что в одной хромосоме локализовано большое число генов.

Как известно, у человека все соматические клетки содержат по 46 хромосом, в которых находятся тысячи генов, следовательно, в каждой хромосоме должно находиться большое число генов.

В соматических клетках дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) имеется четыре пары хромосом ( $2n = 8$ ), а число генов, детерминирующих свойства и признаки этих насекомых, более 1100, в том числе в первой хромосоме локализовано более 400 генов, в четвертой – 42.

Гены, находящиеся в одной и той же хромосоме, называют *сцепленными* (рис. 38).

Горох  
 Окраска семян;  
 Окраска цветков.  
 { В – серые семена;  
 b – белые семена;  
 А – пурпурные цветки;  
 а – белые цветки.  
 Генотип F<sub>1</sub>  $\frac{B}{b} \frac{A}{a}$

Рис. 38. Схема записи генов и генотипов при сцепленном наследовании

Для установления характера независимого или сцепленного наследования изучаемых признаков используют анализирующее скрещивание гибридов F<sub>1</sub> с родительской формой, имеющей изучаемые признаки в рецессивном состоянии (рис. 39).

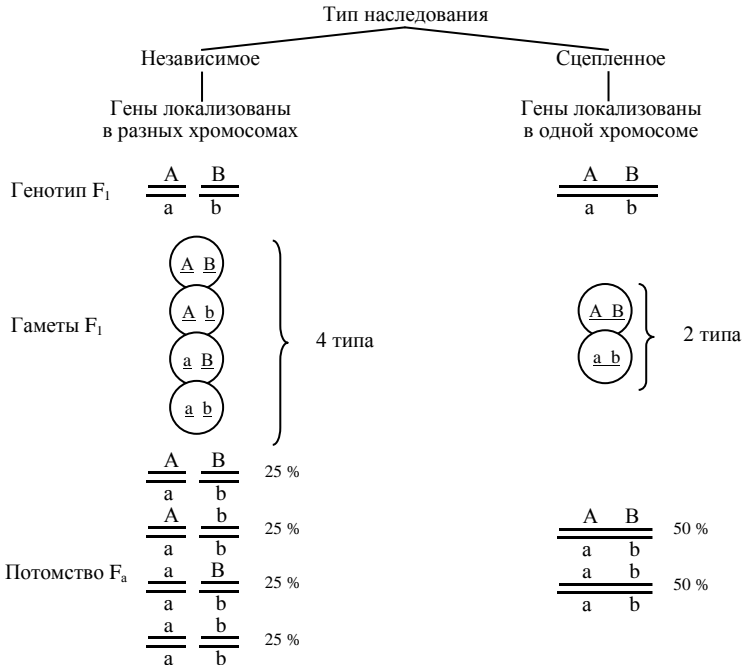


Рис. 39. Схема образования гамет и генотипов при независимом и сцепленном наследовании

При локализации генов в разных хромосомах происходит независимое наследование двух пар генов, при котором число фенотипических классов в  $F_2$  равняется числу изучаемых альтернативных признаков. В данном случае оно равняется четырем с долей участия каждого 25 %.

При сцепленном наследовании, когда изучаемые признаки контролируются генами, локализованными в одной хромосоме, в  $F_2$  образуется только два фенотипа в соотношении 1:1 (50 % : 50 %).

Все гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются сцепленно и составляют *группу сцепления*.

Следовательно, число групп сцепления у каждого вида равно гаплоидному набору хромосом, так как гомологичные хромосомы содержат идентичные наборы генов.

### 5.3. Полное и неполное сцепление генов

Впервые явление сцепленного наследования было открыто английскими генетиками В. Бэтсоном и Р. Пеннетом (1906) при изучении наследования окраски цветков и формы пыльцевых зерен. При скрещивании двух разновидностей душистого горошка, различающихся по данным признакам, в поколениях гибридов обнаружилось отклонение от правила независимого комбинирования признаков.

В 1910 г. Т. Морган обнаружил большое число подобных явлений у плодовой мушки дрозофилы и пришел к выводу, что гены, принадлежащие к одной группе сцепления, обычно не подчиняются закону независимого распределения признаков. Поэтому при дигибридном скрещивании они не дают ожидаемого соотношения 9:3:3:1. В таких случаях получается соотношение 3:1 по типу моногибридного скрещивания или 1:1, как при анализирующем скрещивании.

При скрещивании самцов с серым телом и длинными крыльями с рецессивными самками особи с рекомбинацией признаков не появлялись, т. е. сцепление между генами В и V оказалось **полным** (рис. 40).

Иные результаты были получены при скрещивании самки  $F_1$  с самцом, имеющим рецессивные признаки (рис. 41).

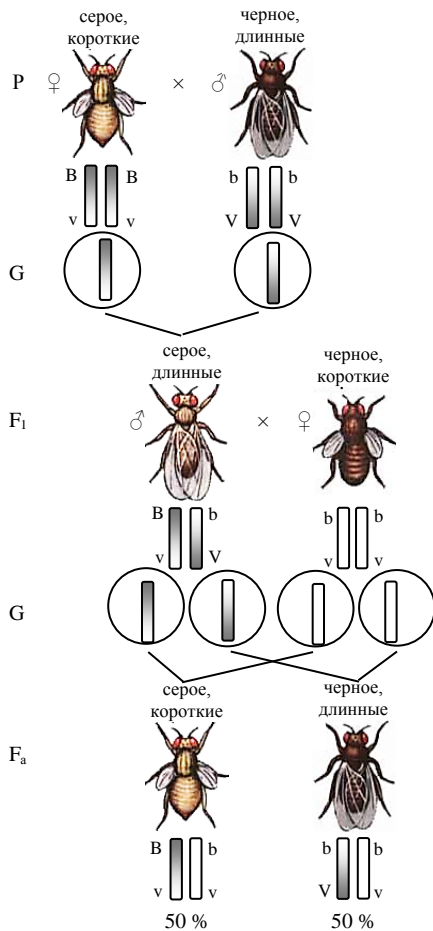


Рис. 40. Наследование окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при полном сцеплении генов

В данном случае появились особи с четырьмя возможными комбинациями признаков, но распределения признаков в соотношении 9:3:3:1 также не происходило. Преобладающая часть особей (по 41,5 %) имела такую же комбинацию признаков, какой она была у родительских форм. Кроме того, небольшая часть мух (по 8,5 %) за счет кроссинговера была с перекомбинированными признаками. По этой при-

чине соотношение выщепившихся форм составило 41,5 % : 41,5 % : 8,5 % : 8,5 %, что не соответствует расщеплению 9:3:3:1.

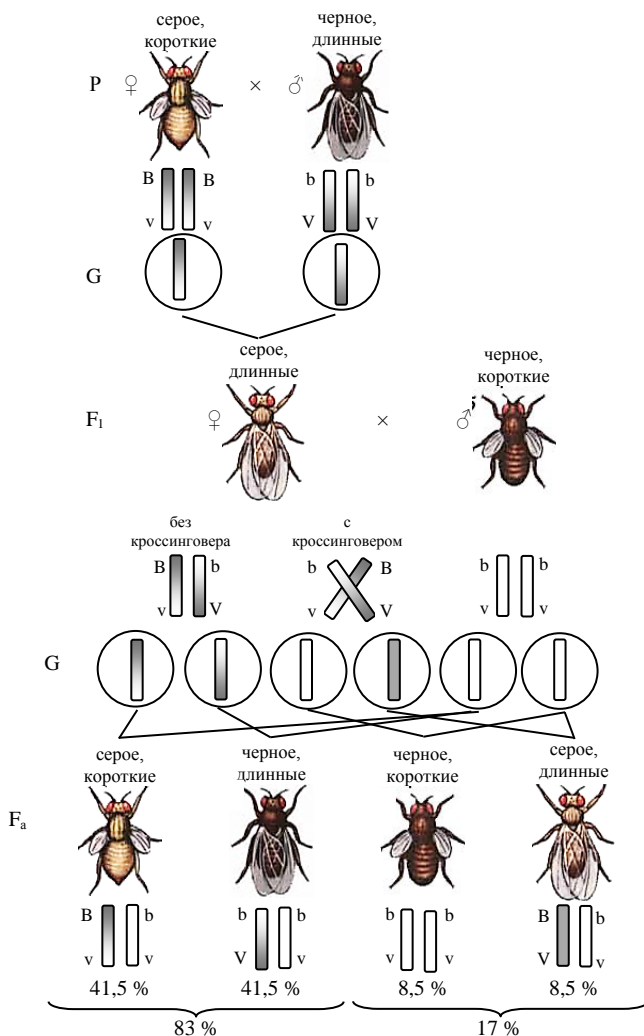


Рис. 41. Наследование окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при неполном сцеплении генов

Полное сцепление встречается не всегда. В большинстве случаев при скрещивании подобранных пар, имеющих сцепленные признаки, кроме форм с родительскими фенотипами выщепляются особи с новыми сочетаниями признаков, т. е. сцепление нарушается под действием кроссинговера и получается **неполным**.

Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, и особи, возникшие с их участием, называются **кроссоверными** (рекомбинантными), а образовавшиеся без кроссинговера – **некроссоверными** (не-рекомбинантными).

Большой заслугой Т. Моргана является и то, что на основании этих опытов он впервые связал перекомбинацию генов, находящихся в одной хромосоме, с кроссинговером, при котором происходит физический обмен участками хромосом.

Явление сцепленного наследования и кроссинговер хорошо изучены также и на кукурузе, у которой гены, контролирующие окраску эндосперма и формы зерновки, находятся в одной хромосоме (рис. 42).

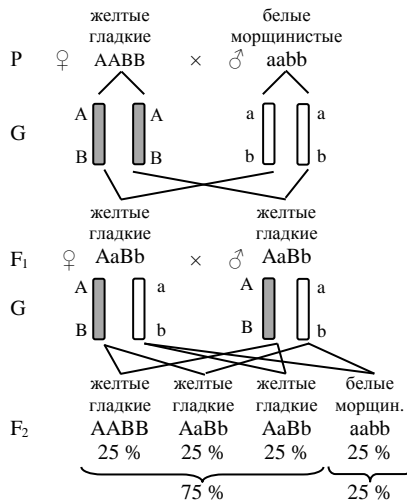


Рис. 42. Сцепленное наследование генов окраски эндосперма и формы зерна у кукурузы

В связи с этим, если скрестить линию с желтым эндоспермом и гладкой формой зерна (AABB) с линией, у которой зерно белое и морщинистое (aabb), то в первом поколении гибриды окажутся едино-

образными с проявлением обоих доминантных признаков, а в F<sub>2</sub> выщепится не четыре фенотипа, как при дигибридном скрещивании, в соотношении 9:3:3:1, а два фенотипа в соотношении 3:1, как при моногибридном скрещивании.

При проведении анализирующего (возвратного) скрещивания простого гибрида первого поколения, имеющего желтое гладкое зерно (AaBb), с отцовской гомозиготной рецессивной линией, имеющей белое морщинистое зерно (aabb), наблюдается неполное сцепление генов (рис. 43).

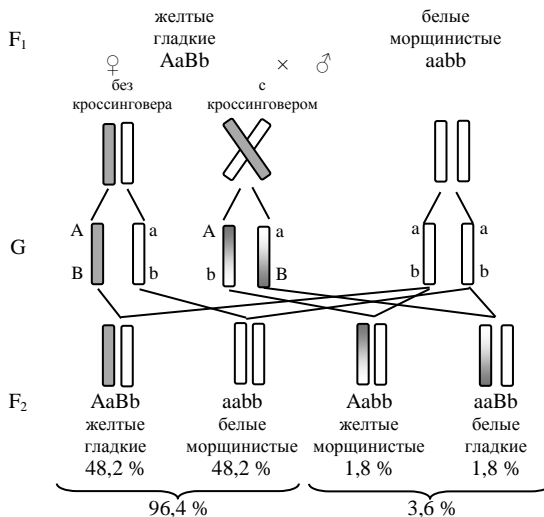


Рис. 43. Сцепленное наследование генов окраски эндосперма и формы зерна у кукурузы с проявлением кроссинговера при анализирующем скрещивании

В связи с этим полученные гибриды имели не 100 % завязавшихся семян с признаками исходных родительских линий, а 96,4 % в соотношении 48,2 % желтых гладких и 48,2 % белых морщинистых. Остальные 3,6 % гибридов образовались за счет кроссинговера и имели новое сочетание признаков, возникшее в результате обмена генов, при котором они попадают из одной гомологичной хромосомы в другую и образуют два типа кроссоверных гамет Ab и aB. Благодаря этому при переопылении образуется два новых кроссоверных фенотипа с одина-

ковой долей присутствия по 1,8 % растений с желтыми морщинистыми и белыми гладкими семенами.

Знание закономерностей проявления и возникновения отклонений при наследовании сцепленных признаков имеет большое значение не только в генетике, но и в селекции, так как при доведении до константного состояния можно создать новые образцы, сорта и гибриды, обладающие новым сочетанием признаков.

Особую ценность представляют случаи, когда с помощью кроссинговера удастся нарушить тесную связь между положительными и отрицательными показателями основных биологических и хозяйственно полезных признаков изучаемых видов растений и животных.

#### 5.4. Кроссинговер. Генетические карты хромосом

**Кроссинговер** – взаимный обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами, приводящий к новым комбинациям аллелей. Он является основой рекомбинационной изменчивости, приводящей к появлению особей с новым сочетанием признаков, обычно происходит в мейозе.

Кроссинговер может быть одиночным, двойным и множественным. При *двойном кроссинговере* наблюдается образование двух перекрестов в одной паре гомологичных хромосом с последующим расхождением и обменом соответствующими участками между двумя хроматидами.

*Множественным* называется кроссинговер, произошедший в нескольких местах гомологичных хромосом (рис. 44).

На частоту кроссинговера влияют как внутренние (пол, гены, возраст), так и внешние факторы, к которым следует отнести прежде всего температуру, концентрацию солей, мутагены, гормоны и различные препараты.

Частота кроссинговера вычисляется по формуле

$$K_{\text{ч}} = \frac{a + b}{N} 100 \%,$$

где  $a$  – число кроссоверов одного типа;

$b$  – число кроссоверов другого типа;

$N$  – общее число кроссоверных и некроссоверных особей.

Таким образом, величина кроссинговера, отражающая силу сцепления между генами, измеряется отношением числа кроссоверных особей к общему числу особей и выражается в процентах.

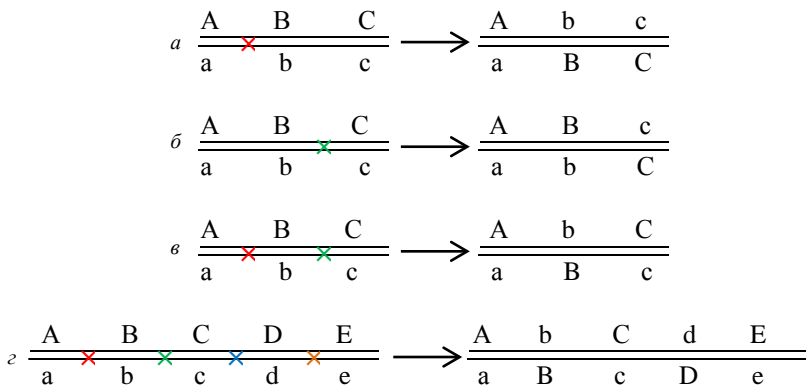


Рис. 44. Типы кроссинговера:

*a* – одиночный между генами А и В; *b* – одиночный между генами В и С;  
*v* – двойной между генами А, В и С; *z* – множественный перекрест  
 в нескольких местах гомологичных хромосом

Данный показатель зависит от расстояния между генами. Чем больше расстояние между генами, тем больше вероятность, что они в процессе кроссинговера будут разделены и попадут в разные гаметы. Следовательно, частота кроссинговера выражает относительное расстояние между генами.

Благодаря изучению кроссинговера стало возможным составление генетических карт.

**Генетическая карта хромосом** – это карта линейного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Расстояние между генами определяют в процентах кроссинговера.

В настоящее время составлены генетические карты хромосом дрозофилы (рис. 45), томата (рис. 46), кукурузы (рис. 47), ячменя, гороха, львиного зева, нейроспоры и некоторых других видов организмов.

При составлении генетических карт в первую очередь определяют группы сцепления (I, II, III и т. д.). Затем в каждой группе сцепления последовательно записывают местоположение гена, указывая его расстояние от точки хромосомы, условно принятой за нулевую.

Для определения местоположения гена в группе сцепления проводят систему скрещиваний специально подобранных родительских особей с альтернативными признаками, гены которых находятся в одной группе сцепления. Гибриды  $F_1$  скрещивают с линией-анализатором, имеющей гены в рецессивном состоянии, что позволяет выявить в  $F_2$

кроссоверные гибридные особи. Чем больше в гибридной популяции  $F_2$  кроссоверных особей, тем больше расстояние между изучаемыми генами.

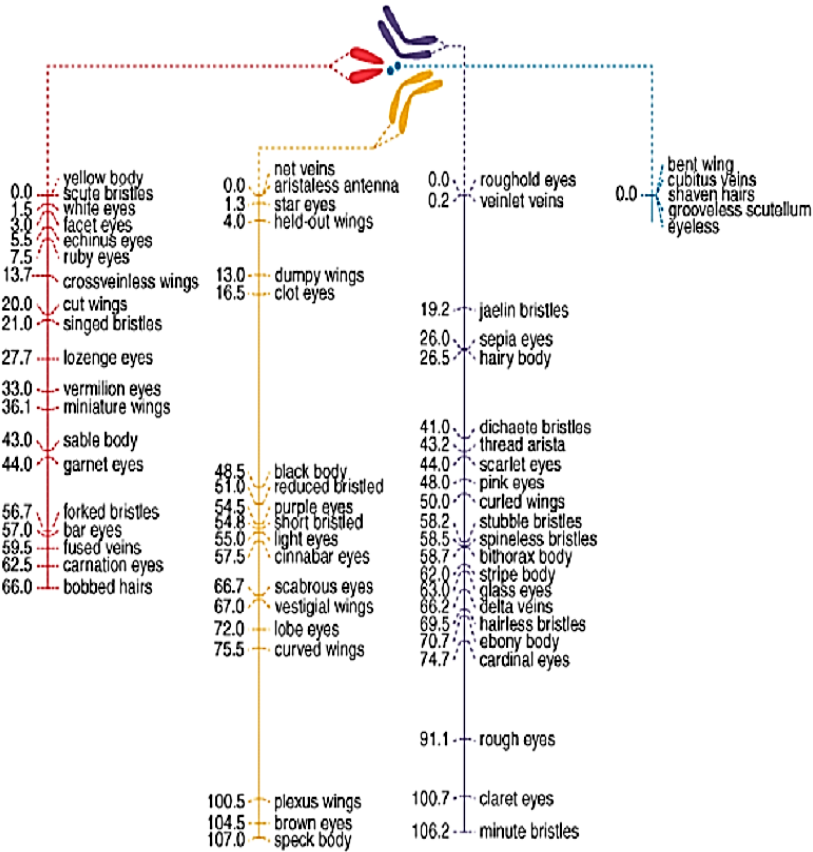


Рис. 45. Генетическая карта хромосом дрозофилы

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 неактивны, так как хромосома может состоять из больших районов гетерохроматина, генетически неактивных.

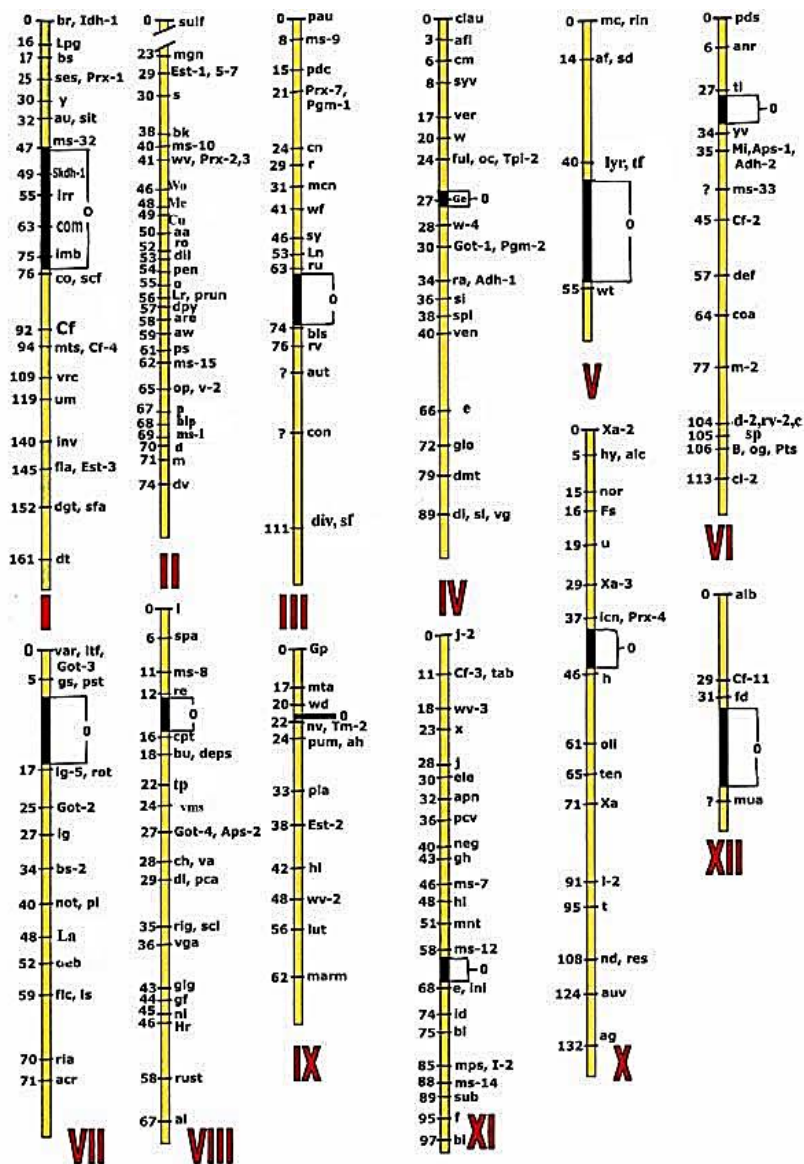


Рис. 46. Генетическая карта хромосом томата

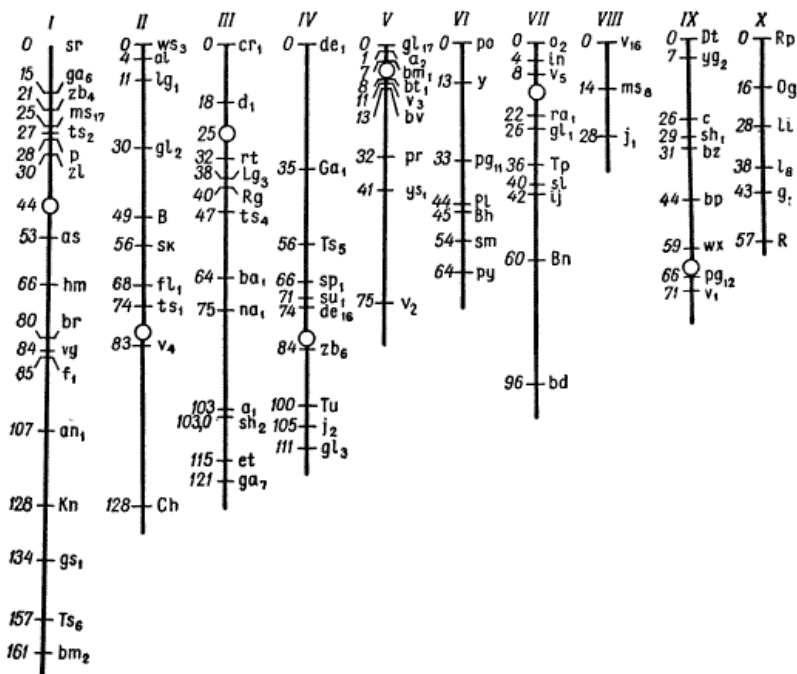


Рис. 47. Генетическая карта хромосом кукурузы

### 5.5. Хромосомное определение пола. Наследование пола

При изучении хромосом у самцов и самок ряда животных между ними были обнаружены некоторые различия. Как у мужских, так и у женских особей во всех клетках имеются пары одинаковых (гомологических) хромосом, но по одной паре хромосом они различаются. Это **половые хромосомы (гетеросомы)**. Все остальные хромосомы называют **аутосомами**.

Происхождение термина X-хромосома связано с обнаруженным в 1891 г. Х. Генкингом в мейозе у некоторых насекомых непарного интенсивно окрашивающегося тельца, которое при делении отходило к одному полюсу, другой полюс такого тельца не имел. Х. Генкинг не знал назначения обнаруженного им неизвестного элемента и обозначил его буквой X. В 1902 г. К. Мак-Кланг предположил, что роль данного элемента связана с определением пола. В 1905 г. Э. Вильсон

предложил назвать его X-хромосомой, а другую непарную хромосому, определяющую у ряда организмов мужской пол, – Y-хромосомой.

Существует четыре основных типа хромосомного определения пола (табл. 6).

Таблица 6. Характеристика основных типов определения пола

Тип определения пола	Организмы	Соматические клетки		Гаметы		Гетерогаметный пол
		♀	♂	Яйцеклетки	Сперматозоиды	
XУ	Человек, млекопитающие животные, рыбы, дрозофила, щавель малый, конопля посевная	XX	XУ	X и X	X и Y	Мужской
XУ (ZW)	Птицы, бабочки	XУ (ZW)	XX (ZZ)	X и Y (Z и W)	X и X (Z и Z)	Женский
X0	Кузнечики, клопы, прямокрылые	XX	X0	X и X	X	Мужской
X0	Моль	X0	XX	X	X и X	Женский

Пол с генотипом XX называют **гомогаметным**, так как у него образуются одинаковые гаметы, содержащие только X-хромосомы, а пол с генотипом XУ – **гетерогаметным**, поскольку половина гамет содержит X-, а половина – Y-хромосому.

Различают прогамную, сингамную и эпигамную формы определения пола. **Прогамное определение пола** осуществляется до оплодотворения. У коловраток, например, образуются крупные и мелкие яйцеклетки. После оплодотворения из крупных яиц развиваются самки, а из мелких – самцы. **Сингамное определение пола** происходит в момент оплодотворения. К этому типу относится хромосомное определение пола. **Эпигамное определение пола** зависит от условий внешней среды. Так, у морского червя из свободноживущих личинок развиваются самки. Но если личинка проникает в организм самки, то превращается в самца и живет там как паразит. У крокодилов из отложенных самкой яиц в верхних слоях при более высокой температуре окружающей среды вылупляются самки, а в нижних слоях с прохладной температурой выводятся самцы.

Равное соотношение полов в поколениях (1:1) при сингамном определении пола обеспечивается благодаря тому, что один пол является гетерогаметным, а другой – гомогаметным (рис. 48).

Человек ( $2n = 46$ )

Наследование пола:

$44A+XX$  – женский пол;

$44A+XY$  – мужской пол.

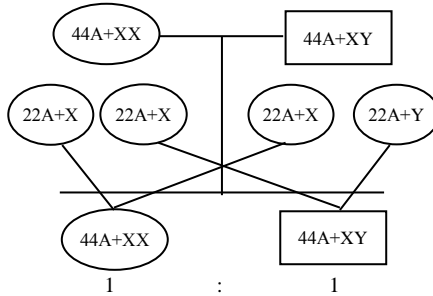


Рис. 48. Наследование пола у человека

Так, у человека, млекопитающих животных, дрозофилы и др. каждая яйцеклетка содержит по одной X-хромосоме, а у мужских особей одна половина сперматозоидов – одну X-хромосому, а другая половина – одну Y-хромосому. Пол потомка зависит от того, какой сперматозоид оплодотворит яйцеклетку.

У птиц и бабочек гетерогаметным является женский пол, поэтому пол появляющегося потомства зависит от яйцеклеток самок.

### **5.6. Наследование признаков, сцепленных с полом, ограниченных полом и зависимых от пола**

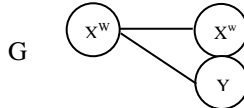
Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называется **наследованием, сцепленным с полом**.

Его впервые изучил и установил Т. Морган в опытах с дрозофилой при определении закономерностей наследования окраски глаз и пола по схеме рецiproчных скрещиваний: красноглазые самки  $\times$  белоглазые самцы, белоглазые самки  $\times$  красноглазые самцы.

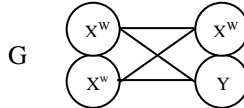
При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами (рис. 49) в  $F_1$  были получены в равном количестве красноглазые самцы и самки. При скрещивании мух  $F_1$  между собой были получены все красноглазые самки, а у самцов одна половина была красноглазых, а другая – белоглазых.

Дрозофила  
 Пол;  
 Окраска глаз:  
 X { W – красные;  
 w – белые.

Р ♀  $X^W X^W$  × ♂  $X^w Y$



F<sub>1</sub> ♀  $X^W X^w$  × ♂  $X^W Y$



Расщепление по фенотипу 3:1

F<sub>2</sub> ♀  $X^W X^W$ , ♀  $X^W X^w$ , ♂  $X^W Y$ , ♂  $X^w Y$

Расщепление по полу 1:1

Рис. 49. Наследование признаков, сцепленных с полом, у дрозофилы при прямом скрещивании

При обратном скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами (рис. 50) в F<sub>1</sub> получали равное количество красноглазых самок и белоглазых самцов. В F<sub>2</sub> от скрещивания таких особей между собой одна половина самок и самцов имела белые, а другая – красные глаза.

Для объяснения этого необычного случая наследования Т. Морган сделал следующие выводы:

1. Гены, определяющие окраску глаз, и гены, определяющие развитие признаков женского пола, находятся в X-хромосоме.
2. Эти гены и признаки передаются от матери к сыну, от отца к дочери.
3. Самцы не имеют соответствующего участка с геном окраски в Y-хромосоме, поэтому у них проявляется тот признак, ген которого имеется в X-хромосоме, полученной от матери.

4. У гетерогаметного пола проявляются не только доминантные, но и рецессивные признаки, при этом проявление рецессивных признаков ( $X^aY$ ) обусловлено **гемизиготным состоянием**.

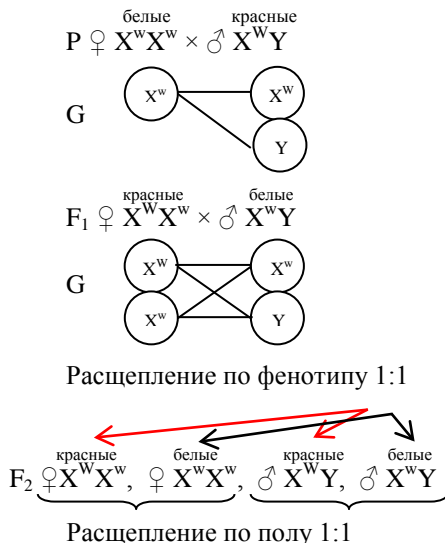


Рис. 50. Наследование признаков, сцепленных с полом, у дрозофилы при обратном скрещивании

Таким образом, у особей мужского пола признаки, определяемые генами, сцепленными с X-хромосомой, проявляются даже в том случае, если они рецессивны. Эта особая форма сцепления позволяет объяснить наследование цветовой слепоты (дальтонизма), раннего облысения и гемофилии у человека.

В том случае если гены сцеплены с Y-хромосомой, то соответствующие признаки будут проявляться только у мужчин, так как они передаются по мужской линии (от отца к сыну). Такое наследование называется **голландрическим**.

Существуют признаки, которые проявляются только у одного пола, несмотря на то, что гены, определяющие эти признаки, имеются у обоих полов как в аутосомах, так и в половых хромосомах. Такие признаки называются **признаками, ограниченными полом**.

К ним относятся признаки, характеризующие продуктивность животных, например молочность и жирность молока у крупного рогатого

скота. Быки имеют гены, определяющие молочность их дочерей, но у самих быков эти гены своего действия, естественно, не проявляют.

Петухи также имеют в своих хромосомах гены яйценоскости и размера яиц, которые будут нести их дочери, но у самих петухов действие данных генов подавлено.

Отмечено существование признаков, характер доминирования которых зависит от пола. Такие признаки называются **признаками, зависимиыми от пола**.

У крупного рогатого скота развитие рогов определяется доминантным геном, а их отсутствие – рецессивным. Однако доминирует данный ген только у самцов, у самок он рецессивен. Поэтому гетерозиготные самцы оказываются рогатыми, а гетерозиготные самки – безрогими (комольми). Лишь в гомозиготном состоянии и доминантные, и рецессивные гены у обоих полов проявляются одинаково.

Таким же образом наследуется лысость у человека. У мужчин ген лысости доминирует, а у женщин он рецессивен. Следовательно, у мужчин для облысения достаточно одного доминантного аллеля, тогда как у женщин для получения того же эффекта необходима гомозиготность по доминантному гену, поэтому лысых мужчин гораздо больше, чем лысых женщин.

### Вопросы для самоконтроля

1. Открытие связи между хромосомами и генами, создание хромосомной теории наследственности.
2. Сущность полного и неполного сцепления генов.
3. Группы сцепления генов и причины их нарушения.
4. Особенности образования гамет при полном сцеплении генов.
5. Особенности образования гамет при неполном сцеплении генов.
6. Типы кроссинговера и его значение в возникновении рекомбинационной изменчивости.
7. Генетические карты хромосом и методика их составления.
8. Хромосомное определение пола.
9. Особенности образования гамет гомогаметным и гетерогаметным полом.
10. Особенности наследования признаков, гены которых локализованы в X-хромосоме.
11. Особенности наследования признаков, гены которых локализованы в X- и Y-хромосоме.
12. Признаки, ограниченные полом и зависимые от пола.

## **6. НЕХРОМОСОМНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ**

### **6.1. Понятие о нехромосомной наследственности**

Хромосомная теория наследственности установила ведущую роль ядра и находящихся в нем хромосом в явлениях наследственности. Но наследование некоторых признаков связано с нехромосомными компонентами клетки и не подчиняется менделевским закономерностям, основанным на распределении хромосом во время мейоза.

Особенности проявления нехромосомной наследственности заключаются в следующем:

- признаки и свойства, контролируемые плазмогенами, наследуются

–

h

Подобно генам хромосом, в структурных элементах цитоплазмы – пластидах, митохондриях, центросомах и основном ее веществе (матриксе) находятся материальные носители нехромосомной наследственности – **плазмогены**.

Таким образом, **нехромосомная наследственность** – это наследственность, обусловленная плазмогенами, которые локализованы в пластидах, митохондриях и находятся в основном веществе цитоплазмы. Плазмогены способны удваиваться и не могут воспроизводиться хромосомами. При делении материнской клетки они распределяются между дочерними клетками неравномерно и определяют развитие некоторых признаков клетки и всего организма.

## 6.2. Особенности проявления пластидной наследственности

Пластидная наследственность была доказана К. Корренсом (1908) и Э. Бауром (1909) при скрещивании пестролистных и зеленых растений львиного зева в реципрокных скрещиваниях (рис. 52).

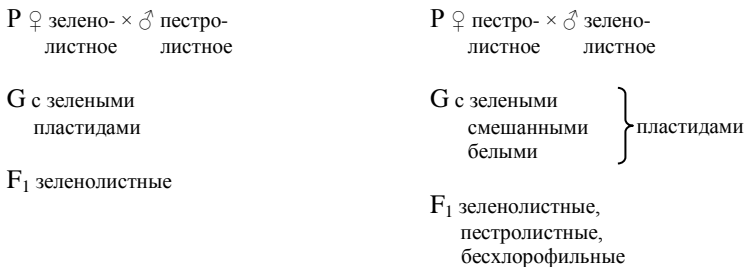


Рис. 52. Наследование пестролистности у растений львиного зева в реципрокных скрещиваниях

В прямом скрещивании в качестве женского компонента использовались растения с зелеными листьями, а в качестве мужского – пестролистное растение, имеющие нормальные и дефектные пластиды. Зеленолистные материнские растения образуют яйцеклетки с зелеными пластидами. При их оплодотворении пылью пестролистного растения потомство будет полностью зеленолиственным, так как в цитоплазме материнского компонента имеются только нормальные пластиды.

В обратном скрещивании, когда в качестве материнского компонента используются пестролистные растения, а отцовская форма имеет

зеленые листья, гибриды  $F_1$  могут быть зеленолиственными, пестролистными и бесхлорофильными (альбиносами), так как пестролистные материнские растения образуют яйцеклетки с зелеными, смешанными и белыми пластидами. При оплодотворении в  $F_1$  образуется смешанное потомство, в котором число различных растений будет определяться случайным характером распределения пластид при макроспорогенезе, поэтому в  $F_1$  образуются зеленые, пестролистные и белые (альбиносы) фенотипы.

Таким образом, в обратном скрещивании нарушается закон единообразия, что указывает на то, что гены окраски листьев находятся не в ядре. Пестролистность наследуется только по материнской линии, а отцовская не оказывает влияния на данный признак. Эти особенности связаны с тем, что в клетках пестролистных растений имеются нормальные (содержащие хлорофилл) и дефектные (без хлорофилла) хлоропласты.

Различными методами доказано существование в пластидах ДНК-содержащих областей. В них находятся специфические рибосомы. Зеленые пластиды обладают способностью синтезировать ДНК, РНК, белок. Главным объектом в изучении пластид стала одноклеточная водоросль хламидомонада, содержащая один хлоропласт. Установлено, что в хлоропластной ДНК у растений содержится 100–120 генов, которые кодируют 80 белков.

### **6.3. Особенности проявления митохондриальной наследственности**

Впервые митохондриальная наследственность была изучена в 1950 г. у дрожжей Б. Эфруси и П. Слонимским, которые получили мутант *petite colonie* с медленным ростом и мелкими колониями в потомстве. Оказалось, что это свойство мутантов связано с аномальным строением митохондрий, слабым развитием внутренних мембран и утратой митохондриями способности синтезировать дыхательные ферменты.

При скрещивании мутантных форм с диким штаммом дрожжей происходит смешивание митохондрий двух форм и признак «маленькие колонии» у потомков исчезает, что связано с вытеснением дефектных митохондрий нормальными. У других организмов митохондрии родительских компонентов не смешиваются. Однако при составлении искусственных смесей митохондрий родительских линий у кукурузы, свеклы, ячменя в соотношении 1:1 образование гибридных митохон-

дрий демонстрирует способность их давать гетерозиготные комбинации подобно ядерным генам.

Установлено, что митохондриальный геном содержит 37 генов и кодирует 15–20 белков. Митохондриальные гены контролируют признаки, связанные с работой дыхательных систем, и признаки, связанные с устойчивостью к антибиотикам и различным клеточным ядам.

#### **6.4. Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) и ее использование при получении гибридных семян**

Впервые мужская стерильность была обнаружена К. Корренсом в 1904 г. у огородного растения чабер летний. В начале 30-х гг. XX в. была открыта ЦМС у кукурузы М. Родсом (США), М. Хаджиновым (СССР). В настоящее время ЦМС описана у большинства культурных растений (лен, лук, подсолнечник, томаты, пшеница, рожь, кукуруза, свекла) и эффективно используется при получении гетерозисных гибридов.

Мужская стерильность (МС) бывает при отсутствии пыльцы или неспособности ее к оплодотворению и проявляется в следующих случаях:

– мужские генеративные органы (тычинки) совершенно не развиваются (табак);

– пыльники в цветках образуются, но пыльца их нежизнеспособна (кукуруза);

– в пыльниках образуется нормальная пыльца, но они не растрескиваются и пыльца не попадает на рыльце (томат).

Различают два типа мужской стерильности: генную (ГМС) и цитоплазматическую (ЦМС).

Генная мужская стерильность обусловлена генами ядра и наследуется в соответствии с основными законами генетики. Цитоплазматическая мужская стерильность передается только по материнской линии и проявляется при взаимодействии ядерных генов и плазмогенов.

В основном считается, что возникновение ЦМС происходит в результате специфических мутаций плазмогенов, а также цитоплазмы и ядра различных видов при отдаленной гибридизации (пшеница мягкая × пшеница Тимофеева).

Принято считать, что ЦМС обусловлена наследственными изменениями цитоплазмы. Она обычно полностью сохраняется в  $F_1$  и последующих поколениях у всех растений. При этом типе наследования стерильное растение, например кукуруза, опыленное пыльцой другого сорта, дает потомство, у которого метелка остается стерильной, а остальные признаки изменяются, как при обычной гибридизации.

Признак ЦМС сохраняется, даже когда все 10 пар хромосом стерильных по пыльце растений кукурузы замещаются в повторных скрещиваниях хромосомами от растений с нормальной, фертильной пыльцой. Из этого следует, что МС устойчиво передается из поколения в поколение по материнской линии, а наследственные факторы, ее обуславливающие, не находятся в хромосомах ядра.

Появление стерильности у кукурузы связано с наличием плазмогенов. Цитоплазма, обуславливающая стерильность пыльцы, получила название *стерильной* и обозначается  $\text{Ц}^S$ , а цитоплазма, дающая растения с фертильной пыльцой, называется *нормальной* и обозначается  $\text{Ц}^N$ .

Кроме этого у кукурузы в II хромосоме имеются гены, контролирующие фертильность пыльцы (Rf) или стерильность пыльцы (rf). Если ген находится в доминантном состоянии, то стерильность цитоплазмы не проявляется и растения формируют фертильную пыльцу:  $\text{Ц}^S \text{RfRf}$ ,  $\text{Ц}^S \text{Rfrf}$ . В случаях наличия нормальной цитоплазмы и различных генов ядра –  $\text{Ц}^N \text{rfrf}$ ,  $\text{Ц}^N \text{Rfrf}$ ,  $\text{Ц}^N \text{RfRf}$  – растения образуют фертильную пыльцу. Стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными генами хромосом  $\text{Ц}^S \text{rfrf}$ .

Для получения гибридных семян на основе ЦМС без применения ручного или механизированного удаления мужских соцветий на рядках материнских линий или сортов необходимо иметь соответствующие аналоги (табл. 7).

Таблица 7. Аналоги, необходимые для получения гибридных семян на основе ЦМС

Название аналога	Генотип	Условное обозначение
Стерильный аналог (с. ан.)	$\text{Ц}^S \text{rfrf}$	А
Фертильный закрепитель стерильности (ф. з. с.)	$\text{Ц}^N \text{rfrf}$	В
Фертильный восстановитель фертильности (ф. в. ф.)	$\text{Ц}^N \text{RfRf}$	С

Эти аналоги выращиваются в специальных семеноводческих хозяйствах и используются для получения простых, трехлинейных и двойных межлинейных гетерозисных гибридов кукурузы по следующим схемам:

$$1. \text{Простой гибрид } \underset{\text{с. ан.}}{A} \times \underset{\text{ф. в. ф.}}{C} - \text{Ц}^S \text{rfrf} \times \text{Ц}^N \text{RfRf} \rightarrow \underset{\text{фертильный}}{\text{Ц}^S \text{RfRf}} \text{ (Адонис 224,}$$

Евро 301);

$$2. \text{Трехлинейный гибрид } (A \times B) \times C - \underset{\text{с. ан.}}{\text{Ц}^S \text{rfrf}} \times \underset{\text{ф. з. с.}}{\text{Ц}^N \text{rfrf}} \rightarrow \underset{\text{стерильный}}{\text{Ц}^S \text{rfrf}} \times$$

$$\underset{\text{ф. в. ф.}}{\text{Ц}^N \text{RfRf}} \rightarrow \underset{\text{фертильный}}{\text{Ц}^S \text{RfRf}} \text{ (Бемо 172 СВ);}$$

3. Двойной межлинейный гибрид  $(A \times B) \times (A \times C) - \underset{\text{с. ан.}}{\text{Ц}}^S \text{rfrf} \times \underset{\text{ф. з. с.}}{\text{Ц}}^N \text{rfrf} \rightarrow$

$F_1 \underset{\text{стерильный}}{\text{Ц}}^S \text{rfrf}; \underset{\text{с. ан.}}{\text{Ц}}^S \text{rfrf} \times \underset{\text{ф. в. ф.}}{\text{Ц}}^N \text{RfRf} \rightarrow F_1 \underset{\text{фертильный}}{\text{Ц}}^S \text{Rfrf};$

$F_1 \underset{\text{стерильный}}{\text{Ц}}^S \text{rfrf} \times F_1 \underset{\text{фертильный}}{\text{Ц}}^S \text{Rfrf} \rightarrow F_1 \underset{\text{фертильный}}{\text{Ц}}^S \text{Rfrf} : \underset{\text{стерильный}}{\text{Ц}}^S \text{rfrf}$  (Бемо 182 СВ, Белиз).

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) у кукурузы вызывает уменьшение числа листьев (на 3–4 %), снижение высоты растений (на 4–5 %), проявление незначительной депрессии и по другим признакам.

Мужская стерильность у сахарной свеклы обусловлена взаимодействием стерильной цитоплазмы  $\text{Ц}^S$  с двумя ядерными генами (X и Z). Растение с двумя рецессивными генами и стерильной цитоплазмой имеет генетическую структуру  $\text{Ц}^S \text{xxzz}$ , что дает полную стерильность пыльцы. У растений с генотипами  $\text{Ц}^S \text{Xxzz}$ ,  $\text{Ц}^S \text{xxZz}$ ,  $\text{Ц}^S \text{XXzz}$ ,  $\text{Ц}^S \text{xxZZ}$  образуются пыльники, содержащие мелкие нежизнеспособные пыльцевые зерна. А у растений с генотипом  $\text{Ц}^S \text{XxZz}$  в пыльниках образуется 50 % фертильных и 50 % стерильных пыльцевых зерен. Популяции фертильных растений  $\text{Ц}^N$  имеют особи с различной наследственной структурой, и в их потомстве могут проявляться те или иные типы стерильности.

### Вопросы для самоконтроля

1. Особенности проявления нехромосомной наследственности.
2. Наследственный материал ядра и цитоплазмы.
3. Геном и плазмон, гены и плазмогены.
4. Примеры изучения форм нехромосомной наследственности.
5. Носители пластидной наследственности.
6. Особенности проявления пластидной наследственности.
7. Носители митохондриальной наследственности и ее функции.
8. Особенности проявления митохондриальной наследственности.
9. Цитоплазматическая мужская стерильность и ее значение.
10. Генетическая структура стерильного аналога.
11. Генетическая структура фертильного закрепителя стерильности.
12. Генетическая структура фертильного восстановителя фертильности.
13. Схема получения простого гибрида на примере кукурузы.
14. Схема получения двойного гибрида на примере кукурузы.
15. Схема получения трехлинейного гибрида на примере кукурузы.

## 7. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

### 7.1. Доказательства роли нуклеиновых кислот в наследственности

Ведущая роль в наследственности принадлежит ДНК, а не белковым компонентам хромосом, как считалось ранее. Прямым доказательством генетической роли ДНК служат опыты по бактериальной трансформации.

В 1928 г. английский бактериолог Ф. Гриффит наблюдал изменение наследственности у бактериальных клеток пневмококков под влиянием какого-то вещества, выделяющегося из других клеток. У пневмококков *Diplococcus pneumoniae* имеется два штамма, хорошо различимых по внешнему виду и болезнетворным свойствам. Клетки одного из них (S-штамм) заключены в капсульные оболочки, состоящие из полисахаридов, отличаются высокой вирулентностью и вызывают у некоторых млекопитающих тяжелое заболевание – инфекционную пневмонию. Клетки другого штамма (R-штамм) не имеют капсульных оболочек и неvirulentны.

В опытах Ф. Гриффита оказалось, что мыши, которым вводили вирулентный S-штамм, погибали, при введении неvirulentного R-штамма оставались живыми; вирулентный штамм, предварительно убитый нагреванием (S-штамм  $\leftarrow t^{\circ}\text{C}$ ) и введенный мышам, не вызывал у них заболевания. При введении смеси неvirulentных и вирулентных, но убитых нагреванием клеток (R-штамм + S-штамм  $\leftarrow t^{\circ}\text{C}$ ) животные заболели инфекционной пневмонией и погибали, как в первом варианте. В выделениях таких больных животных обнаруживались капсульные вирулентные клетки пневмококков. Следовательно, взаимодействие неvirulentных и убитых нагреванием вирулентных клеток восстанавливало свойства и внешние признаки вирулентных клеток, т. е. происходила **трансформация** – передача особенностей одних клеток другим под влиянием какого-то вещества небелкового характера, так как клетки донора предварительно были убиты.

В экспериментах американских микробиологов-генетиков под руководством О. Эвери в 1944 г. было установлено, что представляет собой вещество, посредством которого осуществляется бактериальная трансформация. Для этого продукты разрушенных капсульных клеток бактерий (S-штамм) учеными были разделены на химические компоненты, каждый из которых оценивался на способность вызывать трансформацию признака капсульности.

Результаты опыта О. Эвери показали, что при добавлении очищенной ДНК, полученной из разрушенных капсульных клеток бактерий, в среду, на которой развивались бескапсульные пневмококки (R-штамм), некоторые из них приобретали капсулу и передавали этот признак потомству. Попытки вызвать бактериальную трансформацию другими химическими веществами, входящими в состав клетки (полисахаридами, липидами, белками и др.), оказались безрезультатными. После обработки экстракта ДНК ферментом, разрушающим ДНК, передача полисахаридной капсулы прекращалась.

Таким образом, с помощью химических методов было показано, что веществом, обладающим высокой трансформирующей активностью, является чистая ДНК.

Для изучения свойств нуклеиновых кислот и явлений наследственности на молекулярном уровне используют фаги и вирусы. Вирусы представляют собой особую переходную форму между живой и неживой материями. Это внутриклеточные паразиты на генетическом уровне. Вирусы, пожирающие бактерии, называют *бактериофагами*, или просто *фагами* (буквально – пожиратели бактерий). Поражая бактерию, фаг не всегда ее уничтожает. ДНК фага, попав в клетку, может прикрепляться к бактериальной хромосоме и образовывать так называемый профаг, который может делиться вместе с бактериальной хромосомой и в течение длительного времени передаваться от одного клеточного поколения к другому. Но при изменении внешних условий может начаться репродуцирование частиц фага, при этом клетка погибнет. Отдельные фаговые частицы в процессе размножения могут случайно захватывать очень небольшие кусочки хромосомы клетки хозяина и переносить вместе с ними гены из одной клетки в другую.

Перенос фагами генетического материала из одних клеток в другие называется **трансдукцией** (от лат. *transductio* – перенос). Этот процесс был открыт Н. Циндером и Дж. Ледербергом в 1952 г. в опытах с бактериями кишечной палочки.

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

## 7.2. Характеристика нуклеиновых кислот

Наследственность всех организмов связана с функциями нуклеиновых кислот. У всех организмов обнаружена ДНК, и только в состав некоторых вирусов вместо нее входит РНК.

Пространственную модель молекулы ДНК установили в 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик (рис. 53).

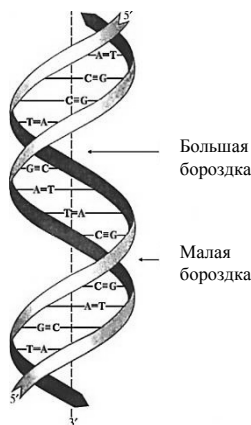


Рис. 53. Модель молекулы ДНК

**Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)** состоит из двух тонких длинных цепей, закрученных правильными витками вокруг одной оси в двойную спираль. Она представляет собой сложный биополимер, состоящий из нуклеотидов. Каждый нуклеотид включает остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар (дезоксирибозу) и одно из четырех азотистых оснований: пуриновых – аденин или гуанин либо пиримидиновых – тимин или цитозин.

Строение одного нуклеотида ДНК можно представить в виде схемы (рис. 54).

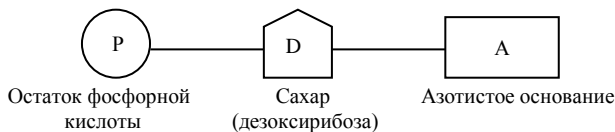


Рис. 54. Строение нуклеотида ДНК

Молекула ДНК обладает уникальными специфическими особенностями по своему строению, составу и функциям:

1. Химическим остовом молекулы ДНК служат пентозные сахара, чередующиеся с остатками фосфорной кислоты и азотистыми основаниями.

2. Специфичность каждого нуклеотида в молекуле ДНК определяется наличием соответствующего азотистого основания, поэтому их принято обозначать начальными буквами азотистых оснований: А – аденин, Г – гуанин, Т – тимин, Ц – цитозин.

3. Химический анализ показал, что в ДНК любых организмов количество аденина соответствует количеству тимина ( $A=T$ ), а количество гуанина – количеству цитозина ( $G\equiv C$ ). Сумма пуриновых оснований ( $A + G$ ) равна сумме пиримидиновых оснований ( $T + C$ ). Эта зависимость была впервые установлена в 1950 г. американским биохимиком Э. Чаргаффом и получила название «*правила Чаргаффа*».

4. Азотистые основания ориентированы к центру спирали. Каждый нуклеотид одной цепочки соединяется водородными связями другой строго закономерно: аденин с тимином, гуанин с цитозином. Аденин и тимин соединяются двумя, а цитозин и гуанин – тремя водородными связями.

5. Диаметр двойной спирали ДНК равен 0,002 мкм (20 Å), расстояние между нуклеотидами – 0,00034 мкм (3,4 Å).

6. Один полный оборот спирали включает десять нуклеотидов и занимает расстояние 0,0034 мкм (34 Å).

7. Нити ДНК обладают полярностью:  $5' \rightarrow 3'$  и  $3' \leftarrow 5'$ .

8. Нити в молекуле ДНК антипараллельны: две цепочки идут в разных направлениях.

9. Видовая специфичность молекулы ДНК обуславливается числом нуклеотидов и порядком их чередования в данной молекуле. Видовую специфичность молекулы ДНК определяют по коэффициенту специфичности, используя формулу

$$КС = \frac{A + T}{G + C},$$

где А – количество адениновых нуклеотидов;

Т – количество тиминовых нуклеотидов;

Г – количество гуаниновых нуклеотидов;

Ц – количество цитозиновых нуклеотидов.

10. В различных клетках и тканях одного организма имеется идентичный нуклеотидный состав.

11. Более плотная упаковка молекулы ДНК достигается с помощью белков-ферментов.

12. Молекула ДНК состоит из 10–25 тыс. отдельных нуклеотидов, а ее молекулярная масса равна примерно 4–8 млн. и выше.

13. Основное свойство молекулы ДНК – способность к репликации.

14. Основная функция молекулы ДНК – хранение генетической информации о строении и жизнедеятельности всего организма.

**Рибонуклеиновая кислота (РНК)** – сложный биополимер, мономерами которого являются нуклеотиды. Нуклеотиды состоят из трех компонентов: остатка фосфорной кислоты (фосфат), пентозного сахара (рибозы) и одного из четырех азотистых оснований (аденина, гуанина, цитозина или урацила).

Строение нуклеотида РНК можно представить в виде схемы (рис. 55).

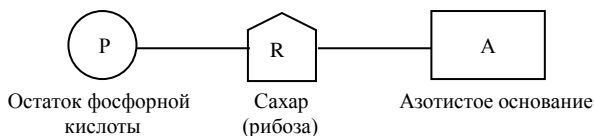


Рис. 55. Строение нуклеотида РНК

Молекула РНК обладает следующими особенностями по своему строению, составу и функциям:

1. РНК состоит из одной длинной неразветвленной цепи.

2. РНК не способна к делению и удвоению, ее молекулы образуются по моделям соответствующих молекул ДНК.

3. Известны три вида РНК: информационная, или матричная (и-РНК, или м-РНК), транспортная (т-РНК), рибосомальная (р-РНК).

Функции и особенности *информационной, или матричной РНК (и-РНК, или м-РНК)*:

– синтезируется на матрице ДНК и передает информацию о порядке чередования нуклеотидов из ядра в цитоплазму на рибосомы (к месту синтеза белка);

– включает от 300 до 3000 нуклеотидов;

– составляет около 5 % от всей РНК в клетке.

Функции и особенности *транспортной РНК (т-РНК)*:

– доставляет аминокислоты к месту синтеза белка;

– представлена 20 различными формами – по числу аминокислот, входящих в состав молекул белков;

– состоит из 76–85 нуклеотидов и имеет сложную структуру;

- составляет около 10 % от всей РНК в клетке.
- Функции и особенности *рибосомальной РНК (р-РНК)*:
  - участвует в формировании рибосом;
  - контролирует правильность соединения аминокислот между собой;
  - составляет 85 % от всей РНК в клетке.

### 7.3. Репликация ДНК

Одним из важнейших свойств молекулы ДНК является ее способность к самовоспроизведению. Этот процесс получил название **репликации**. Полагают, что способы репликации бывают консервативными, полуконсервативными и дисперсными.

Согласно модели структуры ДНК, предложенной Ф. Криком и Дж. Уотсоном, дезоксирибонуклеиновая кислота представляет собой длинную двухцепочечную полимерную молекулу. Мономерами являются нуклеотиды, соединенные в каждой цепи фосфодиэфирными связями. Последовательность мономерных единиц (дезоксинуклеотидов) в одной цепи ДНК соответствует (комплементарно) последовательности дезоксирибонуклеотидов в другой.

До удвоения ДНК происходит разрыв водородных связей и расхождение цепей, после чего происходит удвоение ДНК путем последовательного соединения нуклеотидов на матрице материнской цепи. Эта матричная природа механизма репликации в дальнейшем была подтверждена многочисленными опытами.

Экспериментальное подтверждение получил также предложенный в 1958 г. американским генетиком А. Корнбергом и другими учеными полуконсервативный способ репликации двухцепочечной ДНК, согласно которому в результате дупликации образуется две пары цепей, в каждой из которых только одна является родительской, а вторая – заново синтезированной. Другие механизмы (консервативный и дисперсный способы) не подтвердились.

Репликация происходит в синтетический период (S-период) интерфазы митотического цикла деления клетки.

Процесс репликации осуществляется при участии ферментов. Он всегда протекает в направлении от 5' атома углерода в молекуле сахара к атому 3' в пять этапов:

1. Фермент *хеликаза* проходит вдоль ДНК и разрушает водородные связи: молекула ДНК начинает раскручиваться с образованием вилки репликации.

2. Фермент *ДНК-полимераза* проходит вдоль лидирующей цепочки (5' → 3') и строит копию по принципу комплементарности (А=Т, Г≡Ц).

3. Фермент *фосфорилаза* разрезает вторую цепочку (3'← 5'), идущую в обратном направлении, на фрагменты.

4. *ДНК-полимераза* присоединяется к этим фрагментам и подбирает к ним по принципу комплементарности уже готовые фрагменты, состоящие из 50–150 нуклеотидов. Эти участки называются *репликами*, или *фрагментами Оказаки*, по имени открывшего их японского ученого.

5. Фермент *лигаза* восстанавливает водородные связи и сшивает разорванные фрагменты между собой.

Таким образом, молекула ДНК становится матрицей, на которой происходит синтез дочерних нитей – точных копий исходной молекулы ДНК (рис. 56).

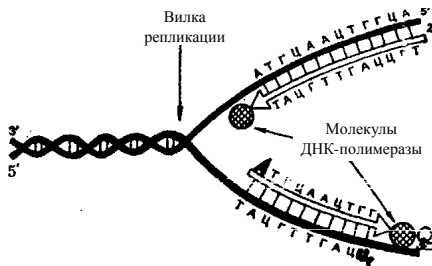


Рис. 56. Репликация молекулы ДНК

Особенность репликации у эукариот заключается в том, что она начинается на хромосоме во многих точках *origin*, а не в одной точке, как у прокариот. Скорость репликации у эукариот составляет 100–200 нуклеотидов в секунду, а у прокариот репликация происходит примерно в 10 раз быстрее.

#### 7.4. Синтез белка в клетке. Процессы транскрипции и трансляции

Синтез белка является сложным многоступенчатым процессом. В нем принимают участие ДНК, разные виды РНК и необходимые ферменты. Каждый белок синтезируется на своей особой матрице, для него нужна своя, особая и-РНК.

Образующиеся при синтезе белка полипептидные цепи определяют признаки клетки и организма в целом, формируя белковые структуры или управляя процессами метаболизма в качестве ферментов.

Полипептиды участвуют в построении мембран, хроматина, рибосом, являются составной частью сложных строительных белков. В качестве ферментных белков они управляют всеми процессами в клетке и организме, обеспечивают клеточный метаболизм, развитие, клеточное деление и размножение (рис. 57).

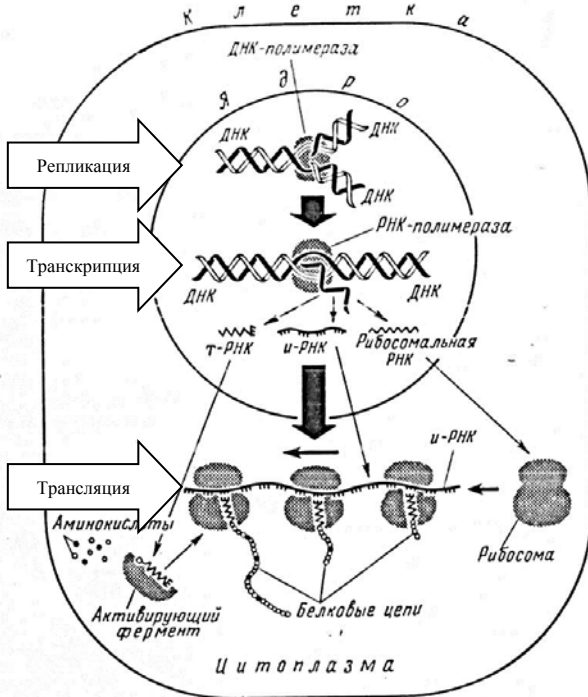


Рис. 57. Схема синтеза белка в клетке

Синтез белка является сложным процессом. Его условно можно разделить на четыре этапа.

*Первый этап синтеза белка – транскрипция* – перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на РНК, происходит в ядре клетки. На участке определенного гена молекулы ДНК синтезируется информационная РНК (и-РНК).

Этот синтез осуществляется при участии фермента *РНК-полимеразы*, который прикрепляется к начальной (инициальной) точке



– акцепторный концевой участок т-РНК, к которому прикрепляется соответствующая аминокислота, состоит из трех нуклеотидов – ЦЦА.

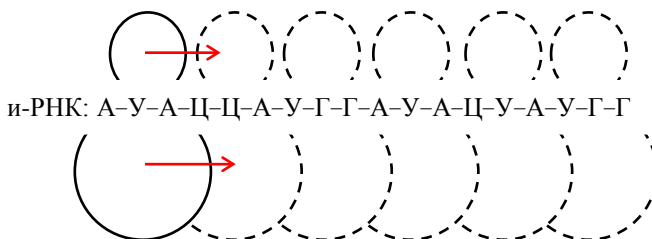
Активированная молекула аминокислоты прикрепляется под действием фермента *аминоацил-тРНК-синтетазы* к соответствующей т-РНК, которая доставляет ее к рибосоме, где происходит синтез белка.

Антикодон т-РНК УАУ (комплементарен кодону и-РНК АУА) переносит аминокислоту изолейцин, ГГУ (комплементарен кодону ЦЦА) – пролин, АЦЦ (комплементарен кодону УГГ) – триптофан, УАУ (комплементарен кодону АУА) – изолейцин, ГАУ (комплементарен кодону ЦУА) – пролин, АЦЦ (комплементарен кодону УГГ) – триптофан.

*Третий этап биосинтеза – трансляция* (перенесение, передача) – синтез полипептидной цепи на рибосоме.

К малой субъединице рибосомы присоединяется одна молекула и-РНК, которая содержит в виде генетического кода информацию о последовательности аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Местонахождение каждой аминокислоты определяется *кодоном* – тремя строго определенными нуклеотидами.

Трансляция начинается со стартового кодона (инициатора синтеза) АУГ. Антикодон т-РНК соединяется водородными связями с нуклеотидами кодона и-РНК, а противоположный свободный конец т-РНК с соответствующей аминокислотой прикрепляется к большой субъединице рибосомы. Затем антикодон второй т-РНК соединяется с антикодомом и-РНК, аминокислота – с предыдущей молекулой аминокислоты и т. д., как это показано на рис. 59.



Белок: Илей – Про – Три – Илей – Лей – Три

Рис. 59. Схема синтеза полипептидной цепи на рибосоме (трансляция)

Молекула и-РНК обычно работает сразу на нескольких (5–20) рибосомах, соединенных в полисомы.

Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяется последовательностью кодонов в и-РНК. Трансляция прекращается, когда на участке и-РНК появляется кодон-терминатор – УАА, УАГ или УГА.

В клетках животных полипептидная цепь за 1 секунду удлиняется на семь аминокислот, а и-РНК продвигается на рибосоме на 21 нуклеотид. После первой молекулы полипептида и-РНК может синтезировать вторую, третью и т. п. Таким образом, первичная структура белковой молекулы – полипептидная цепочка – кодируется ДНК и синтезируется на рибосоме информационной и-РНК. Она не зависит ни от строения рибосомы, ни от т-РНК.

*Четвертый этап.* В это время линейная молекула полипептидной цепи приобретает трехмерную объемную структуру. Под влиянием возникающих водородных связей полипептидная цепочка скручивается в спираль, белковая молекула в этом случае принимает биологически активную конфигурацию – глобулу.

## 7.5. Ген. Генетический код и его свойства

**Ген** – это участок молекулы ДНК, в котором закодирована информация о строении белковых молекул.

**Генетический код** представляет собой систему записи наследственной информации в виде последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК, которая определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле.

М. Ниренберг и С. Очоа (1962) разработали метод расшифровки генетического кода и установили, какие сочетания нуклеотидов – кодоны и-РНК – кодируют местонахождение каждой аминокислоты в полипептидной цепочке. На V Международном биохимическом конгрессе в Москве ими был сделан доклад об открытии триплета, кодирующего синтез аминокислоты фенилаланин. В своих опытах они использовали самую простую РНК – полиуридиловую кислоту. Эта синтетическая РНК построена только из уридилowych нуклеотидов. Полиуридиловую кислоту добавляли в качестве матрицы в выделенный из клеток раствор, содержащий рибосомы. Выпавший при этом осадок оказался белком полифенилаланином. Химический анализ показал, что в белковую полипептидную цепь полифенилаланина связы-

вались молекулы только одной аминокислоты – фенилаланина. Если исходить из того, что аминокислотный код триплетен, таким кодом для фенилаланина, очевидно, является триплет, в состав которого входят три уридилловые кислоты.

Затем последовало множество подобных опытов, когда в бесклеточную систему добавлялись другие синтетические РНК и производился анализ полученных результатов. При добавлении полицитидиловой РНК (поли-Ц) синтезировалась аминокислота пролин. Ее кодом оказался триплет ЦЦЦ. Если брали полиуридилловую кислоту с добавкой полиаденила (поли-А), то получался белок, состоящий главным образом из фенилаланина, но в него входил и изолейцин.

Так, последовательно комбинируя в синтетических РНК по три основания из четырех, в лабораториях М. Ниренберга и С. Очоа в 1962 г. был расшифрован состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул.

В процессе изучения синтеза белка были установлены основные свойства генетического кода (кода наследственности), включающие:

- *универсальность* для всех живых организмов. Кодоны и-РНК едины для строго определенной аминокислоты любого организма;

- *триплетность*. Местоположение каждой аминокислоты кодируется сочетанием строго определенных трех нуклеотидов и-РНК;

- *вырожденность*. Одна аминокислота может кодироваться несколькими (от одного до шести) кодонами;

- *последовательность (коллинеарность)* триплетов в ДНК соответствует последовательности аминокислот в белковой молекуле;

- *непрерываемость*. Нуклеотидная последовательность считывается в одном направлении подряд, триплет за триплетом;

- *кодон АУГ*, находящийся на конце 5' молекулы и-РНК, является *инициатором синтеза* полипептидной цепочки. Если данный кодон находится не в начале и-РНК, то он кодирует аминокислоту метионин;

- *кодонами УАГ (амбер), УАА (охра) и УГА (опал) являются терминаторами синтеза*. Они получили название «бессмысленных» кодонов, так как не кодируют аминокислоты. Когда считывание генетической информации в и-РНК доходит до одного из этих кодонов, дальнейший синтез полипептидной цепочки прекращается и она отделяется от рибосомы.

В каждой клетке в молекулах ДНК закодирована вся генетическая информация, которая может быть реализована в онтогенезе через синтез белка в виде морфологических и биологических признаков, физиологических и биохимических процессов.

## 7.6. Регуляция синтеза белка

В разное время в каждой клетке одного организма качественный и количественный состав белков различный. Количество и качество белков в клетке детерминируется активностью соответствующих генов, локализованных в ДНК.

Механизм, регулирующий активность соответствующих генов, называется механизмом регуляции генетического кода. Он был открыт Ф. Жакобом и Ж. Л. Моно в 1961 г. на бактериях кишечной палочки и получил название **механизма репрессии-индукции**.

Они установили, что синтез белков-ферментов, необходимых клетке в данный момент ее жизнедеятельности, индуцируется у бактерий веществом, которое является субстратом для данных ферментов.

Так, например, бактериям кишечной палочки *Escherichia coli* для нормальной жизнедеятельности необходимы вещества, образующиеся в результате гидролиза молочного сахара лактозы. В ее геноме содержатся гены, детерминирующие синтез ферментов, осуществляющих гидролиз молекул лактозы. Если в среде, на которой размножаются бактерии, лактозы не содержится, эти гены находятся в репрессированном состоянии и не функционируют. Если в среду ввести лактозу, она будет индуктором, который включает гены, и в клетке начинается синтез комплекса ферментов, гидролизующих лактозу до более простых соединений. После удаления лактозы из среды синтез этих ферментов прекращается. Таким образом, механизм индукции-репрессии обеспечивает включение в работу только тех генов, которые детерминируют синтез ферментов, необходимых на данном этапе жизнедеятельности клетки. Работа генов прекращается, когда деградируемый соответствующими ферментами субстрат израсходован или когда синтезируемое данными ферментами вещество находится в избытке.

Гены, непосредственно кодирующие синтез соответствующих ферментов, получили название **структурных генов**.

Группа структурных генов, контролирующих один метаболический процесс, образует одну функциональную единицу, называемую **опероном**. На структурных генах одного оперона обычно образуется одна и-РНК, эти гены бывают одновременно активны или неактивны. Включение в работу оперона или выключение его осуществляет участок ДНК, получивший название **гена-регулятора**. Он кодирует синтез белка-репрессора, выключающего работу оперона. Оперон, в свою очередь, состоит из нескольких участков ДНК, каждый из которых

принимает активное участие в транскрипции и-РНК в качестве промотора, оператора, спейсера, структурных генов, терминатора.

*Промотор* – это участок ДНК, опознаваемый ферментом РНК-полимеразой, обеспечивающим синтез и-РНК. Ему в опероне предшествует участок ДНК, к которому присоединяется Сар-белок – белок-активатор. Эти два участка ДНК состоят из 85 нуклеотидных пар.

*Ген-оператор* размещается в опероне после промотора, состоит из 21 нуклеотидной пары. С ним обычно и бывает связан белок-репрессор, вырабатываемый геном-регулятором.

*Спейсер* располагается вслед за геном-оператором. Спейсеры – неинформативные участки молекулы ДНК различной длины (иногда до 20000 пар оснований), которые, по-видимому, принимают участие в регулировании процесса транскрипции соседнего гена.

*Структурные гены* в опероне располагаются после спейсера, число их может быть различным.

*Терминатор* – небольшой участок ДНК, который находится в конце оперона и служит стоп-сигналом синтеза и-РНК на данном опероне.

Регуляцию генетического кода выполняют гормоны, являющиеся индукторами.

### Вопросы для самоконтроля

1. Вирулентный (капсульный) и невирулентный (бескапсульный) штаммы бактериальных клеток пневмококков как объект выявления Ф. Гриффитом роли ДНК в наследственности.
2. Установление пространственной модели молекулы ДНК Дж. Уотсоном и Ф. Криком в 1953 г. и ее состав.
3. Строение и функции молекулы ДНК.
4. Репликация и самовоспроизведение молекул ДНК.
5. Особенности строения и функции РНК.
6. Типы РНК и их значение в синтезе белка.
7. Переписывание (транскрипция) наследственной информации с ДНК на и-РНК.
8. Определение понятия «сплайсинг».
9. Определение понятия «трансляция».
10. Генетический код и его свойства.
11. Регуляция синтеза белка в системе метаболического процесса работы структурных генов оперона, гена-регулятора, промотора, гена-оператора, спейсера, терминатора.

## 8. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

### 8.1. Понятие об изменчивости. Типы изменчивости

**Изменчивость** – это всеобщее свойство живых организмов, один из главных факторов эволюции, источник исходного материала для естественного отбора и творческой деятельности человека при селекции новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

Изменчивость организмов проявляется в генотипической и фенотипической формах (рис. 60).



Рис. 60. Классификация изменчивости

**Генотипическая изменчивость** связана с изменениями клеточных структур и генотипа организма. Она подразделяется на мутационную, комбинационную и рекомбинационную изменчивость при кроссинговере.

*Мутационная изменчивость* возникает в результате структурных изменений генов, хромосом и геномов, ведущих к появлению новых наследственных признаков и свойств организма.

*Комбинационная изменчивость* характеризуется появлением новообразований в результате рекомбинации, нового сочетания и взаимодействия генов родительских форм в поколениях гибридов.

*Рекомбинационная изменчивость* возникает в результате проявления процесса кроссинговера, при котором во время мейоза происходит нарушение групп сцепления генов и формируются новые генотипы с соответствующей генетической информацией.

**Фенотипическая изменчивость** не вызывает изменения генотипа. Она связана с реакцией одного и того же генотипа на изменение внешних условий, в которых происходит развитие организмов. Фенотипическая изменчивость проявляется в виде модификаций, морфозов и фенокопий.

Отличительные особенности генотипической и фенотипической изменчивости показаны в табл. 8.

Таблица 8. Сравнительная характеристика типов изменчивости

Показатель	Тип изменчивости	
	генотипическая	фенотипическая
Объект изменений	Генотип	Фенотип
Причина изменчивости	Мутагены, комбинации скрещиваний, кроссинговер	Условия окружающей среды
Форма изменчивости	Индивидуальная	Групповая
Значение для особи	Полезные изменения приводят к выживанию, вредные – к гибели организма	Повышение жизнеспособности и приспособленности к условиям среды
Закономерность проявления	Гомологические ряды наследственной изменчивости в видах и родах	Вариационные ряды в пределах нормы реакции

## 8.2. Модификационная изменчивость

**Модификационной изменчивостью** называют изменение фенотипа под действием факторов внешней среды, которое происходит без изменения генотипа.

По значению модификационную изменчивость можно классифицировать на модификации, морфозы, фенкопии.

**Модификации** – это фенотипические различия у генетически тождественных особей, возникающие под воздействием факторов внешней среды. Проявляются как приспособительная реакция организмов на условия окружающей среды. Модификационная изменчивость проявляется в пределах нормы реакции генотипа, в результате которой изменяется, т. е. модифицируется, фенотип особей, а генотип остается неизменным. Размах модификационной изменчивости определяется нормой реакции генотипа. Явление возникновения положительных модификаций широко используется при производстве сортовых семян с высокими урожайными свойствами, которые при пересеве способны повышать урожайность на 15–20 % без дополнительных затрат.

**Морфозы** – это ненаследственные изменения фенотипа под влиянием экстремальных факторов окружающей среды или модификации, возникающие как выражение вновь возникших изменений, не имеющие приспособительного характера и исчезающие при размножении.

**Фенокопии** – это различные ненаследственные изменения, копирующие проявление различных мутаций, но не сохраняющиеся в потомстве при выращивании в других условиях.

Если молодое растение одуванчика расчленить на две части и посадить одну из них в обычных равнинных условиях, а другую – в горной местности, то развившиеся из них взрослые растения, несмотря на одинаковый генотип, будут резко отличаться друг от друга. Растение, выросшее в горах, будет в несколько раз меньше по размерам, может отличаться по интенсивности окраски цветков, строению и опушенности листьев. Однако из семян, собранных с растений, выросших в горах, получают растения, ничем не отличающиеся от тех, которые получены из растений, выращенных в обычных условиях.

У примулы имеется разновидность, которая при температуре 15–20 °С цветет красными цветками, а при перенесении ее в условия с температурой 30–35 °С начинает цвести белыми цветками. При перенесении примулы с белыми цветками в условия с температурой 15–20 °С новые распускающиеся цветки снова окажутся красными.

У некоторых сортов овса признак остистости изменяется в зависимости от условий выращивания. При оптимальном весеннем посеве семена в метелке сорта Асилак формируются без остей и относятся к разновидности *Avena var. mutica*, а после скашивания его на зеленый корм отрастают растения с остистыми семенами разновидности *A. var. aristata*.

У некоторых безостых сортов пшеницы *Triticum var. lutescens* признак остистости может варьироваться в зависимости от условий и зоны выращивания. В отдельные неблагоприятные засушливые годы колосья безостых разновидностей могут формироваться с небольшими остями, т. е. превращаться в разновидность *T. var. erythrospermum*.

У растений стрелолиста резко изменяется форма листьев в зависимости от условий развития: наземного, подводного или при частичном погружении в воду.

Возникновение модификаций связано с тем, что такие важнейшие факторы среды, как свет, тепло, влага воздействуют на активность ферментов и в известной мере изменяют течение биохимических реакций, протекающих в развивающихся организмах.

Из приведенных примеров видно, что под влиянием внешних условий различные признаки могут изменяться в сильной, средней, слабой степени, а некоторые из них практически не изменяются.

У одуванчиков величина листьев зависит от температуры, при которой шло их формирование. При пониженной температуре образуют-

ся более мелкие листья с увеличенной рассеченностью, а при повышенной температуре (15–20 °С) формируются более крупные и менее рассеченные листья.

У некоторых видов примулы при умеренной температуре (15–20 °С) цветки имеют красную окраску, а при высокой температуре они формируются белыми. Однако ни при какой температуре эти растения не дают голубых, синих, фиолетовых или желтых цветков. Следовательно, под влиянием окружающей среды признаки изменяются только в определенных пределах.

Пределы модификационной изменчивости признака называют его *нормой реакции*, которая может быть широкой (размеры и количество клубней у картофеля), узкой (содержание крахмала) и однозначной (окраска цветков и клубней).

Исходя из вышеизложенных примеров можно заключить, что модификационная изменчивость носит обратимый, адекватный, приспособительный (адаптивный) характер, способствующий более полной реализации потенциальных возможностей, выживанию организмов.

Модификации характеризуются массовостью. Это обусловлено тем, что один и тот же фактор вызывает примерно одинаковые изменения у генотипически сходных растений. При модификационной изменчивости генотип не затрагивается, поэтому модификации не наследуются. Наследуется норма реакции, которая обусловлена генотипом.

Таким образом, все признаки и свойства организмов генетически детерминированы и могут изменяться под влиянием среды без изменения генотипа только в пределах нормы реакции.

Практическое использование закономерностей модификационной изменчивости имеет большое значение в селекции, семеноводстве и растениеводстве, так как позволяет предвидеть и заранее планировать создание новых адаптированных сортов с широкой нормой реакции, максимально использовать возможности каждого сорта растений, создавать оптимальные условия для реализации потенциальных возможностей генотипа и обеспечивать получение высокой урожайности с отличным качеством продукции.

### **8.3. Мутационная изменчивость. Понятие о мутациях**

**Мутационная изменчивость** – это наследственный тип изменчивости, обусловленный структурными изменениями генов, хромосом или геномов, а следовательно, возникновением новых наследственных

свойств и признаков организмов, передающихся из поколения в поколение.

Мутационная изменчивость, наряду с другими типами изменчивости (комбинационная, рекомбинационная), является всеобщим свойством организмов, одним из основных факторов естественной и искусственной эволюции, благодаря которой возникает или создается исходный материал для естественного отбора и селекции.

В процессе проявления мутационной изменчивости под действием несвойственных для живых организмов физических и химических факторов возникают наследственные изменения – *мутации*, затрагивающие морфологические, биохимические, биологические и любые другие признаки и свойства растений, животных и микроорганизмов. Измененные особи получили название *мутантов*, а причины, их порождающие, – *физических* или *химических мутагенов*.

Мутационные изменения постоянно происходят в природе и служат одной из основных предпосылок эволюции органического мира, так как связаны с наследственной основой организмов и передаются следующим поколениям.

Первый естественный мутант был обнаружен немецким аптекарем Шпрингером более 425 лет тому назад. В 1590 г. он нашел измененную форму чистотела с сильно рассеченными листьями и лепестками цветков. У французского садовода в 1761 г. появился экземпляр земляники с цельнокрайними листьями, который существует и до сих пор как отдельная разновидность. Подобные примеры были описаны в разное время и на других видах растений.

Ч. Дарвин в своем знаменитом труде «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859) при обосновании теории эволюции органического мира описал многочисленные примеры возникновения внезапных наследственных изменений у растений и животных. Этот вид изменчивости он назвал *неопределенным*. Данный вид изменчивости затрагивает любые признаки и свойства живых организмов и передается по наследству. В связи с этим Ч. Дарвин отнес его к числу основных факторов эволюции.

В 1889 г. И. И. Герасимов экспериментальным путем получил изменения кариотипа нитчатой водоросли спирогиры путем воздействия шоковых температур, а через 10 лет российским профессором С. И. Коржинским была опубликована книга «Гетерогенезис и эволюция» с многочисленными примерами возникновения и использования мутационных изменений в практической деятельности человека и сделано обоснование идеи о мутациях. Через 2 года (в 1901 г.) голланд-

ским ботаником, одним из первооткрывателей законов генетики, установленных Г. Менделем, Г. де Фризом было дано теоретическое объяснение явлению мутаций, разработана мутационная теория и введен термин «мутации» (возникающие в результате процесса мутагенеза).

Согласно положениям мутационной теории Г. де Фриза утверждается следующее:

- мутации являются единственным источником новых наследственных изменений организмов;
- возникают внезапно, без всяких переходов;
- идут в различных направлениях (полезные, нейтральные, вредные);
- затрагивают любые качественные и количественные признаки;
- одни и те же мутации могут возникать повторно.

Мутагенез может происходить в естественных условиях спонтанно и в искусственных условиях при применении специальных разработанных человеком физических или химических методов.

#### **8.4. Естественный мутагенез**

Естественные (спонтанные) мутации широко распространены в природе, хотя возникают сравнительно редко.

Кроме обнаружения Шпрингером растений обыкновенного чистотела с перисторассеченными листьями, французским садоводом земляники с цельнокрайними листьями, из различных стран поступали сообщения о нахождении многочисленных измененных видов растений. Обнаружены и описаны разновидности барбариса с красными листьями, дурмана с коробочками без швов. Ч. Дарвином описаны случаи почковых мутаций, когда на одной ветке крыжовника появились разноокрашенные ягоды, на желтоплодной сливе образовалась ветвь с красными плодами, на дереве миндаля – плоды, похожие на персик.

Аналогичные примеры «спортивных» изменений приводятся в работах И. В. Мичурина на плодово-ягодных культурах, который использовал эти спонтанные мутации в своей селекционной работе. Ярким примером может служить созданный им первый сорт яблони Антоновка шестисотграммовая из почковой мутации, обнаруженной в кроне сорта Антоновка могилевская белая в 1888 г. Многие ценные американские и канадские сорта яблони выведены также путем использования соматических мутаций.

Ценные спонтанные мутации безалкалоидности желтого, узколистного и многолетнего люпина были выделены в конце 20-х – начале 30-х гг. XX в. немецкими селекционерами Р. Зенгбушем, Х. Троллем,

И. Хакбартом, а также российскими и белорусскими селекционерами Н. Н. Ивановым, М. И. Смирновой, Н. И. Шараповым, В. С. Федотовым и М. И. Боженовой, что позволило создать новую высокобелковую кормовую культуру.

Естественные мутации дали начало многочисленным культурным формам астр, цикламенов, пионов, петуний, левкоев, роз и других растений, а также разновидностей с махровыми цветками.

Естественный мутагенез происходит по определенным закономерностям, которые сводятся к следующему:

- в естественных условиях мутации возникают сравнительно редко;
- частота мутаций у разных видов организмов неодинаковая (у дрозофилы мутация белых глаз проявляется с частотой 1:100 тыс. гамет, у человека многие гены мутируют с частотой 1:200 тыс. гамет);
- разные гены у одного и того же организма мутируют с различной частотой (у кукурузы ген окрашенного алейронового слоя мутирует с частотой одна мутация на 500 гамет, ген морщинистого эндосперма – одна мутация на 1 млн. гамет);
- сходные гены в различных генотипах мутируют с различной скоростью.

### **8.5. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости**

Академик Н. И. Вавилов установил, что систематически близкие виды растений имеют сходные и параллельные ряды наследственных форм и чем ближе стоят виды по происхождению, тем резче проявляется сходство между рядами морфологических и физиологических признаков.

Например, у различных родов злаков – ржи, пшеницы, ячменя, овса, проса, сорго, кукурузы, риса, пырея – были обнаружены сходные ряды наследственных изменений: по остистости и окраске колоса, форме и консистенции зерна, скороспелости, холодостойкости, отзывчивости на удобрения (табл. 9).

На основе обобщения огромного количества наблюдений Н. И. Вавилов сформулировал **закон гомологических рядов в наследственной изменчивости** (1920), суть которого заключается в следующем:

1. Виды и роды, генетически близкие, обладают сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть параллельные формы у других видов или родов.

2. Чем генетически ближе расположены в общей системе виды и роды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

Таблица 9. Гомологические ряды наследственной изменчивости признаков зерна и биологических свойств видов в семействе Злаковые

Наследственно изменяющиеся признаки и свойства		Рожь	Пшеница	Ячмень	Овес	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
<b>Признаки зерна</b>										
Окраска	Белая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
	Красная	+	+	+	-	+	+	+	+	+
	Зеленая	+	+	+	+	+	-	+	+	+
	Черная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Форма	Фиолетовая	+	+	+	-	-	+	+	+	+
	Округлая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Консистенция	Удлиненная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Стекловидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Мучнистая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Восковидная	-	+	+	-	+	+	+	+	+
<b>Биологические свойства</b>										
Образ жизни	Озимый	+	+	+	+	+	-	-	+	+
	Яровой	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Полуозимый	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Скороспелость	Поздняя	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Ранняя	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Экологический тип	Гидрофит	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Ксерофит	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Холодостойкость	Низкая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
	Высокая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Отзывчивость на удобрения	Высокая	+	+	+	+	-	-	+	-	-
	Низкая	+	+	+	+	-	-	+	-	-

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости может быть выражен в виде формулы

$$L_1 (a + b + c \dots);$$

$$L_2 (a + b + c \dots);$$

$$L_3 (a + b + c \dots),$$

где  $L_1, L_2, L_3$  – родственные виды или роды растений;

$a, b, c$  – ряды сходных наследственных признаков.

Использование закона гомологических рядов в селекции позволяет:

– правильно ориентироваться в многообразии наследственных изменений;

– находить нужные, но отсутствующие в данное время у того или иного вида формы, если они имеются у родственного вида;

– создавать нужные формы искусственно.

У твердой пшеницы до 20-х гг. прошлого столетия были известны только остистые разновидности. Но наличие безостых разновидностей у мягкой пшеницы указывало на возможность нахождения или создания путем гибридизации безостых форм твердой пшеницы. Такие формы действительно были обнаружены Н. И. Вавиловым в Абиссинии (Эфиопии), а известный селекционер А. П. Шехурдин в результате скрещивания твердых остистых сортов с безостыми сортами мягкой пшеницы вывел безостые сорта твердой яровой пшеницы.

Мягкая пшеница представлена в культуре озимыми и яровыми формами, у твердой пшеницы до последнего времени были известны лишь типичные яровые формы. Исходя из закона гомологических рядов в наследственной изменчивости можно было предположить, что и у этого вида будут обнаружены или созданы озимые сорта. Благодаря проведению межвидовой гибридизации яровой твердой пшеницы с сортами озимой мягкой пшеницы академиком Ф. Г. Кириченко с сотрудниками впервые в мировой практике созданы сорта озимой твердой пшеницы Мичуринка, Новомичуринка, Янтарная, Одесская, Юбилейная, Парус и Коралл, которых ранее не существовало в природе. В настоящее время селекция озимой твердой пшеницы проводится во многих странах мира, в том числе и в Беларуси.

На основании закона гомологических рядов были созданы безязычковые формы ячменя, найдены формы и сорта чечевицы с зелеными семядолями, выделены формы сои с неопушенными бобами, созданы сорта люпина, сои и других культур с нерастрескивающимися бобами.

## **8.6. Индуцированный мутагенез. Мутагены, антимутагены и радиопротекторы**

**Индуцированный мутагенез** – это процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием искусственных мутагенов.

Индуцированный мутагенез позволяет, не изменяя генотип в целом, изменить отдельные морфологические и такие хозяйственно полезные признаки, как прочность и высота стебля, длина вегетационного пе-

риода, устойчивость к болезням, биохимический состав, элементы структуры урожайности.

Мутагены подразделяются на следующие группы:

- физические (радиация, высокая и низкая температура, ультразвук);
- химические (неорганические и органические соединения);
- биологические (чужеродная ДНК, вирусы).

К *физическим мутагенам* относится радиационное излучение в виде электромагнитного (рентгеновские лучи, ультрафиолетовое и гамма-излучение радиоизотопов  $^{60}\text{Co}$  и  $^{137}\text{Cs}$ ) и корпускулярного излучения (излучение электронов, протонов, нейтронов, позитронов, альфа-лучей). К физическим мутагенам также можно отнести высокую и низкую температуру, механические воздействия, ультразвук.

Из *химических* веществ мутагенной активностью обладают те соединения, которые проникают в клетки и взаимодействуют с молекулами ДНК. К ним относятся:

– алкилирующие соединения (диметилсульфат, диэтилсульфат, этиленмин, нитрозоэтилмочевина, нитрозометилмочевина), которые имеют алкильные группы, способные присоединяться к фосфатным группам, пуриновым и пиримидиновым азотистым основаниям ДНК и вызывающие изменения структуры молекулы ДНК;

– ингибиторы азотистых оснований (кофеин, этилуретан и др.), подавляющие синтез гуанина и тимина, в результате чего образуются необычные основания, которые затем включаются в ДНК и тем самым вызывают мутации;

– аналоги азотистых оснований (5-бром урацил), которые включаются в ДНК на место тимина;

– окислители, восстановители, свободные радикалы (азотистая кислота, перекиси, альдегиды, соли тяжелых металлов);

– акридиновые красители, мешающие нормальной репликации молекулы ДНК, в результате чего во вновь синтезированной молекуле ДНК выпадают или оказываются лишними одна или несколько пар азотистых оснований.

Такие химические соединения, как нитрозоэтилмочевина (НЭМ), нитрозометилмочевина (НММ) и некоторые другие способны вызывать до 100 % мутаций. Их называют *супермутагенами*.

К *биологическим мутагенам* относят специфические последовательности ДНК, способные к передвижению в пределах генома, так называемые прыгающие гены, некоторые вирусы (вирус кори, краснухи, гриппа), продукты обмена веществ (продукты окисления липидов), антигены некоторых микроорганизмов.

**Антимутагенами** называются вещества, обладающие способностью снижать частоту спонтанных или индуцированных мутаций. Они используются для предотвращения генетических изменений и снижают уровень мутаций на 60–70 %.

К антимутагенам относятся: витамины и провитамины (витамины А, В, С, Е), аминокислоты (аргинин, гистидин, метионин, цистеин), ферменты (пероксидаза, каталаза), фармакологические средства (интерферон), группа веществ с антиокислительными свойствами (производные галловой кислоты).

**Радиопротекторами** называются вещества, способные защищать клетку или организм от любого действия ионизирующей радиации.

Радиопротекторы используют в целях профилактики. Условно их можно разделить на две группы: радиопротекторы кратковременного, одномоментного действия, которые вводят в организм за короткий промежуток времени до облучения, и радиопротекторы пролонгированного действия, которые вводят многократно, обычно небольшими дозами до лучевого воздействия.

К радиопротекторам относятся цистин, цистеин, тиомочевина, меланин, бескислородная среда и др.

## 8.7. Классификация мутаций

В зависимости от уровня организации живых организмов выделяют мутации на генном, хромосомном, тканевом, организменном и популяционном уровнях (рис. 61).

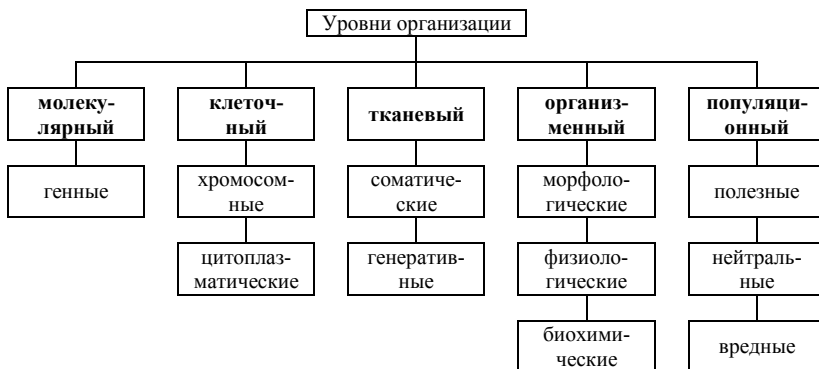


Рис. 61. Классификация мутаций

### 8.7.1. Генные мутации

**Генные мутации** вызывают изменение структуры молекулы ДНК под влиянием химических мутагенов.

Генные мутации происходят по причине замены, выпадения, вставки, удвоения, изменения порядка чередования нуклеотидов.

**Мутации по типу замены нуклеотидов** происходят в результате нарушения процессов репликации, репарации и ошибочного включения нуклеотида, несущего химически измененную форму основания или его аналога. При этом происходит замена одного азотистого основания другим (рис. 62).

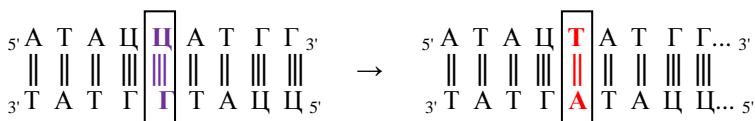


Рис. 62. Замена нуклеотидов

В некоторых случаях замена одного основания на другое может привести к появлению одного из триплетов (АТТ – охра, АТЦ – опал, АЦТ – амбер), которые не кодируют никакой аминокислоты.

Замены оснований составляют не более 20 % спонтанных мутаций, большинство же остальных мутаций происходит в результате выпадений (делеций) и вставок различной протяженности.

**Мутации по типу выпадения нуклеотидов** происходят спонтанно в результате выпадения из ДНК одной или нескольких пар комплементарных нуклеотидов, что приводит к изменению зашифрованной наследственной информации (рис. 63).

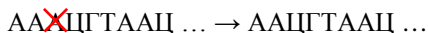


Рис. 63. Выпадение нуклеотида

**Мутации по типу вставки нуклеотидов** происходят также спонтанно в результате вставки в молекулу ДНК одной или нескольких пар комплементарных нуклеотидов, что приводит к изменению кодонов наследственной информации (рис. 64).

**Мутации по типу инверсии** последовательности нуклеотидов в гене происходят вследствие поворота участка ДНК на 180° (рис. 65).

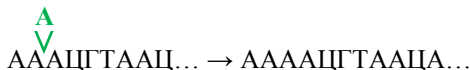


Рис. 64. Вставка нуклеотида

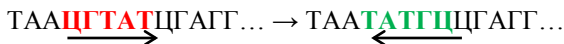


Рис. 65. Инверсия

Генные мутации по своим функциональным проявлениям очень часто снижают жизнеспособность клетки или организма, часто приводят к летальному исходу, реже оказываются нейтральными и крайне редко оказываются благоприятными.

### 8.7.2. Хромосомные мутации

**Хромосомные мутации**, или **абберрации**, являются более грубыми нарушениями наследственных структур, чем генные мутации. Они возникают под влиянием физических мутагенов.

Типы хромосомных мутаций:

- **структурные мутации** касаются размеров, формы и структуры хромосом;

- **геномные мутации** связаны с изменением числа хромосом.

Структурные мутации включают:

- **внутрихромосомные мутации**, когда изменяется порядок расположения генов в хромосоме;

- **межхромосомные мутации**, при которых происходит взаимный обмен фрагментами хромосом.

При внутрихромосомных мутациях происходят структурные перестройки, называемые делециями, дупликациями, инверсиями, инсерциями, при межхромосомных мутациях – транслокации.

Мутации по типу *делеции (нехватка)* происходят при потере среднего участка хромосомы вследствие ее разрыва в двух точках (рис. 66).

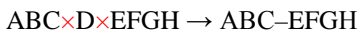


Рис. 66. Делеция

Если происходит отрыв концевой фрагмента, то такая делеция называется *дифиенси* (рис. 67).

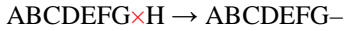


Рис. 67. Дифишенси

При мутации, называемой *дупликацией*, происходит противоположный делеции процесс, в результате которого получается удвоение некоторых фрагментов хромосомы (рис. 68).

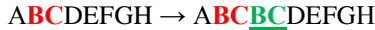


Рис. 68. Дупликация

*Инверсия* – это мутация, при которой происходит поворот участка хромосомы на  $180^\circ$ , что изменяет расположение генов на одном из участков хромосомы в обратной последовательности (рис. 69).

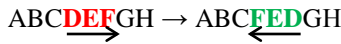


Рис. 69. Инверсия

В результате *инсерции* происходит перемещение фрагмента хромосомы по ее длине, т. е. имеет место замена локализации генов (рис. 70).

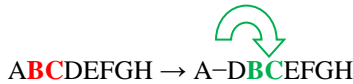


Рис. 70. Инсерция

*Транслокация* – это изменение положения какого-либо участка хромосомы в хромосомном наборе. К наиболее распространенному типу транслокаций относятся реципрокные (взаимные), при которых происходит обмен участками между двумя негомолотичными хромосомами (рис. 71).



Рис. 71. Транслокация

Кроме хромосомных мутаций, в клетке происходят **цитоплазматические мутации** в митохондриях, хлоропластах и основном веще-

стве цитоплазмы, т. е. в тех структурах, где содержатся молекулы ДНК.

### 8.7.3. Геномные мутации

**Геномные мутации** – это такие мутации, в результате которых изменяется число хромосом в клетках. Основной причиной данных изменений являются механизмы нерасхождения хромосом в процессе деления клеток путем мейоза и митоза.

К основным геномным мутациям относятся *гаплоидия*, когда диплоидный набор хромосом уменьшается в 2 раза, и *гетероплоидия*, когда происходит увеличение числа хромосом в 2 и более раз (полиплоидия), а также уменьшение или увеличение числа хромосом на несколько штук в кариотипе (анеуплоидия).

**Гаплоидия** возникает в результате редуцированного партеногенеза (гиногенеза или андрогенеза), апогамии, выращивания пыльцы на искусственных питательных средах, а также элиминации хромосом в начале развития зародыша. При партеногенезе гаплоидный зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки (гиногенез). Во многих случаях при оплодотворении ядро яйцеклетки дегенерирует и замещается ядром спермия (андрогенез).

Гаплоиды, получаемые методами внутривидовых и межвидовых скрещиваний, задержки опыления, применения пониженных и повышенных температур, воздействия химических веществ (этиленмин и др.), культивирования пыльников и пыльцевых зерен в изолированных условиях *in vitro* на искусственной среде, после удвоения числа хромосом образуют плодовые дигаплоиды, отличающиеся наивысшей генетической чистотой, гомозиготностью, что представляет исключительную ценность при создании чистых линий для селекции на отличимость, однородность и стабильность (ООС).

*Метод опыления чужеродной пыльцой* основан на стимуляции гаплоидного партеногенеза. При опылении пыльцой другого вида или рода нарушается процесс оплодотворения. Один из спермиев сливается с центральным ядром зародышевого мешка и дает начало эндосперму, а другой стимулирует апомиктическое развитие яйцеклетки и дегенерирует.

Широко известным методом получения гаплоидов является *метод межвидового опыления чужеродной пыльцой* при скрещивании культурного ячменя *Hordeum vulgare* ( $2n = 14$ ) с многолетним луковичным

ячменем *Hordeum bulbosum* ( $2n = 28$ ), когда в начале развития зародыша хромосомы *Hordeum bulbosum* элиминируются и формируют семена с одинарным набором хромосом *Hordeum vulgare* ( $n = 7$ ). После обработки колхицином полученных гаплоидов в ряде стран созданы сорта ячменя ( $2n = 14$ ), обладающие наивысшей гомозиготностью и генетической однородностью.

Гаплоиды можно получить и при *внутривидовом опылении* специально подобранных пар для скрещивания, которое применяется в селекции рапса и перца. В США создан первый сорт рапса Мэрис, полученный из гаплоидов.

При *обработке пыльцы определенными дозами излучения* она теряет способность к нормальному оплодотворению и стимулирует партеногенетическое развитие яйцеклетки. Таким способом получают гаплоиды кукурузы, мягкой и твердой пшеницы, табака, томата.

*Близнецовый метод* предполагает развитие из одного семени двух или более особей. При полиэмбрионии образуются зародыши разной плоидности. Среди них в небольшом количестве встречаются и гаплоиды. С помощью этого метода получены гаплоиды у мягкой пшеницы, ржи, риса, хлопчатника, картофеля.

При удалении пыльников и *задержанном опылении* яйцеклетка может потерять способность к оплодотворению и развиваться партеногенетически. Если яйцеклетка дегенерирует, зародыш может образоваться из неоплодотворенной синергиды, антиподы или андрогенетически – из ядра спермия и цитоплазмы яйцеклетки. Таким путем получены гаплоиды у кукурузы и пшеницы однозернянки.

*Метод культуры пыльников* заключается в получении культуры гаплоидных клеток и тканей и регенерации из них гаплоидных растений. Метод культуры пыльников наиболее перспективен для массового получения гаплоидов. Таким путем получены гаплоиды риса, ячменя, табака, дурмана и других растений.

Изучению и применению гаплоидии в генетике и селекции растений придается очень большое значение, так как она дает возможность быстро получать константные формы и позволяет сокращать объем материала при отборе. При удвоении числа хромосом у гаплоидных растений максимально гомозиготные диплоидные линии можно создать в кратчайшие сроки.

Гаплоидия применяется и при отдаленной гибридизации. Например, культурный картофель, являющийся тетраплоидом ( $4n = 48$ ), плохо скрещивается с дикими диплоидными видами ( $2n = 24$ ). Это скре-

щивание вполне осуществимо, если получить диплоидные растения культурного картофеля – дигаллоиды, которые легко скрещиваются с дикими диплоидными видами. После отбора диплоидные гибридные формы вновь переводятся на тетраплоидный уровень.

Галлоиды также используют для отбора рецессивных мутаций, обнаруживаемых у них сразу же после воздействия мутагенами, тогда как в обычных диплоидных организмах они могут проявляться только во втором и последующих поколениях при слиянии гамет, несущих мутантные гены.

**Полиплоидия** бывает двух типов – автополиплоидия и аллополиплоидия, в результате которых образуются соответственно автополиплоиды и аллополиплоиды (амфидиплоиды).

**Автополиплоиды** представляют собой организмы с увеличенным числом хромосом за счет умножения геномов одного вида. Такие изменения происходят в природе и являются причиной возникновения новых видов с кратным увеличением числа хромосом. В роде картофеля (*Solanum*), например, имеется длинный полиплоидный ряд. При основном числе хромосом у этой культуры ( $n = 12$ ) имеются диплоидные виды,  $2n = 24$  (*S. rybini*, *S. phurea*), триплоидные,  $3n = 36$  (*S. commersoniani*, *S. chacoense*), тетраплоидные,  $4n = 48$  (*S. tuberosum*, *S. andigenum*, *S. stoloniferum*), пентаплоидные,  $5n = 60$  (*S. semidemissum*, *S. curtibolum*), гексаплоидные,  $6n = 72$  (*S. brachicarpum*, *S. spectabile*, *S. demissum*), октаплоидные виды,  $8n = 96$  (*S. lebedevi*) и созданный додекаплоидный вид,  $12n = 144$  (*S. nova*).

Этот тип мутаций широко используется в селекции озимой ржи, гречихи, клевера, сахарной и кормовой свеклы и других культур. Кроме диплоидных сортов озимой ржи ( $2n = 14$ ) в Государственный реестр сортов Беларуси включены тетраплоидные сорта ( $4n = 28$ ): Пуховчанка, Верасень, Игуменская, Сябровка, Спадчына, Завея 2, Дубинская, Пралеска, Зазерская 3 и др.; тетраплоидные сорта гречихи ( $4n = 32$ ): Свитязянка, Илия, Лена, Александрина, Марта, Анастасия; тетраплоидные сорта клевера лугового ( $4n = 32$ ): Долголетний, Янтарный, Устойливы, Атлантис; из 67 гибридов сахарной свеклы, включенных в реестр, 15 являются триплоидными ( $3n = 27$ ), из 22 гибридов кормовой свеклы 16 являются триплоидами ( $3n = 27$ ) и 6 диплоидами ( $2n = 18$ ).

**Аллополиплоиды** – организмы с увеличенным числом хромосом за счет слияния геномов различных видов. Этот тип полиплоидии широко проявляется в природе, что обеспечило возникновение различных видов в пределах одного рода и образование полиплоидных рядов ви-

дового разнообразия. Так, например, в пределах рода пшеницы (*Triticum L.*) существуют виды с диплоидным набором хромосом,  $2n = 14$  (однозернянка), тетраплоидным набором хромосом,  $4n = 28$  (двузернянка, тургидная, твердая), гексаплоидным набором хромосом,  $6n = 42$  (мягкая, шарозерная, спельта).

Убедительным примером естественной полиплоидизации и возможностей ее использования является создание таких видов растений семейства Капустные, как рапс, горчица полевая и горчица сарептская, которые произошли в результате отдаленной гибридизации и удвоения числа хромосом  $F_1$  (рис. 72).

$F_1$  удв.

сурепица ( $2n = 20$ )  $\times$  ( $2n = 18$ ) капуста  $\rightarrow 19 \rightarrow 2n = 38$  (рапс);

$F_1$  удв.

сурепица ( $2n = 20$ )  $\times$  ( $2n = 16$ ) горчица черная  $\rightarrow 18 \rightarrow 2n = 36$  (горчица сарептская);

$F_1$  удв.

горчица черная ( $2n = 16$ )  $\times$  ( $2n = 18$ ) капуста  $\rightarrow 17 \rightarrow 2n = 34$  (горчица полевая).

Рис. 72. Использование полиплоидизации в создании рапса, горчицы сарептской и полевой

Классическим примером использования аллополиплоидии в селекции растений является создание новой зерновой культуры тритикале путем скрещивания пшеницы с рожью и удвоения числа хромосом у гибридов первого поколения для устранения их бесплодия. В зависимости от вида пшеницы, используемого для гибридизации, получают тетраплоидные, гексаплоидные, октаплоидные и трехвидовые тритикале (рис. 73), при создании которых используется мягкая пшеница ( $2n = 42$ ), твердая пшеница ( $2n = 28$ ) и диплоидная рожь ( $2n = 14$ ).

$F_1$  удв.

AA (пшеница однозернянка)  $\times$  RR (рожь)  $\rightarrow$  AR  $\rightarrow$  AARR  
(*T. tetraspecies*);

$F_1$  удв.

A'A'B'B' (пшеница твердая)  $\times$  RR (рожь)  $\rightarrow$  A'B'R  $\rightarrow$  A'A'B'B'RR  
(*T. hexaspecies*);

$$AABBDD \text{ (пшеница мягкая)} \times RR \text{ (рожь)} \xrightarrow{F_1} ABDR \xrightarrow{\text{удв.}} AABBDDRR \\ \text{(T. oktaspecies);}$$

$$A'A'B'V'RR \times AABBDDRR \xrightarrow{F_1} AA'BB' \text{ (D)} RR \xrightarrow{\text{удв.}} AA'BB'RR \\ \text{(T. trispecies).}$$

Рис. 73. Использование полиплоидизации в создании тритикале

На большую значимость и перспективу использования аллополиплоидии указывает синтез и ресинтез видов растений, к которым относятся: тритикале (пшеница  $\times$  рожь), грибовойная пшеница *T. fungicidum* (*T. persicum*  $\times$  *T. timopheevi*), перко (сурепица  $\times$  китайская капуста), мали (рапс  $\times$  кормовая капуста), рапс головчатый (кочанная капуста  $\times$  сурепица), редечно-капустные гибриды (редька  $\times$  капуста), фестулолиум (овсяница  $\times$  райграс). Ресинтез проведен в роде пшеницы, овса, сливы (алыча  $\times$  терн), земляники, рапса (капуста  $\times$  сурепица), горчицы полевой (капуста  $\times$  горчица черная), горчицы сарептской (сурепица  $\times$  горчица черная).

**Анеуплоиды** возникают при особом типе геномных мутаций, при котором происходят различные нарушения процесса деления клеток, приводящие к утрате или добавлению одной или нескольких хромосом в любой паре генома. В результате уменьшения на одну хромосому возникают организмы называемые *моносомиками* ( $2n - 1$ ), на две хромосомы ( $2n - 2$ ) – *нуллисомиками*, при добавлении одной хромосомы ( $2n + 1$ ) – *трисомиками*, двух хромосом ( $2n + 2$ ) – *тетрасомиками*.

Количество моносомиков всегда равно числу пар хромосом (гаплоидному набору). У пшеницы мягкой, например, серия моносомиков состоит из 21 линии.

Из анеуплоидов наибольший генетический и селекционный интерес представляют моносомики, которые создаются на основе любого сорта для проведения моносомного анализа с целью определения локализации определенных генов в хромосомах, находящихся в единичном состоянии. Зная расположение необходимых генов в определенных хромосомах, для переноса нужных признаков и гибридизации используют моносомную линию именно по этой хромосоме.

Самых значительных успехов по созданию моносомных линий достигли Э. Сирс и О. И. Майстренко. Ими были созданы полные ряды моносомиков ( $2n - 1$ ) и трисомиков ( $2n + 1$ ) соответственно по сортам пшеницы Чайнз Спринг, Саратовская 29 и др.

Моносомный анализ позволяет построить программу переноса и замещения нужных хромосом от сортов-носителей ценных признаков внутри вида или за его пределами. Данным методом удалось передать сорту пшеницы Чайнз Спринг устойчивость к листовой ржавчине от эгилопса. Путем замены отдельных участков хромосомы у мягкой пшеницы на участки от пырея, эгилопса и ржи повышена устойчивость к бурой, стеблевой и желтой ржавчинам, твердой головне, мучнистой росе, полосатой мозаике. В связи с этим сорт Чайнз Спринг и аналогичные доноры короткостебельности, источники ряда других ценных признаков широко использовались во многих странах для свершения «зеленой революции» в селекции пшеницы на урожайность и устойчивость к полеганию.

#### **8.7.4. Мутации тканевого, организменного и популяционного уровней**

**Мутации тканевого уровня** по месту возникновения подразделяются на генеративные и соматические.

*Генеративные мутации* возникают в гаметах и клетках, из которых они образуются, и передаются следующему поколению. *Соматические мутации* происходят в соматических клетках тела и наследуются только при размножении вегетативным способом через дочерние клетки.

**Мутации организменного уровня** по действию подразделяются на морфологические, физиологические и биохимические.

При возникновении *морфологических мутаций* происходят изменения окраски и размеров цветков, листьев, стеблей, семян, высоты растений, темпов роста, типов ветвления, формы куста и других внешних признаков. *Физиологические мутации* влияют на интенсивность роста и развития организмов, их скороспелость, зимостойкость, холодоустойчивость, интенсивность фотосинтеза, дыхания и реакции генотипа на изменяющиеся условия окружающей среды. *Биохимические мутации* приводят к изменению химического состава клеток и тканей по содержанию белков, жиров, углеводов, витаминов, гормонов, аминокислот, алкалоидов, макро- и микроэлементов в получаемой продукции.

**На популяционном уровне** в зависимости от влияния изменений на жизнеспособность, плодовитость и качество вегетативной массы, плодов и семян мутации подразделяются на полезные, нейтральные и вредные. В селекционном отношении наибольшую ценность представляют возникающие мутанты с повышенной устойчивостью к полега-

нию, вредителям и болезням, более высокой продуктивностью и качеством продукции, пониженным содержанием алкалоидов и других вредных веществ, оптимальной продолжительностью вегетационного периода.

### 8.8. Репарационные системы клетки

В клетке имеются **репарационные системы**, осуществляющие защиту молекул ДНК от повреждений. После облучения клетки ультрафиолетовым светом происходят фотохимические повреждения ДНК в связи с димеризацией (соединением) двух соседних остатков тимина, находящихся в одной нуклеотидной цепи (Т=Т). Такое связывание двух тиминовых оснований нарушает вторичную структуру двойной спирали ДНК и подавляет функцию гена, на участке которого произошла такая димеризация. Однако, благодаря наличию репарирующей (исправляющей) системы в клетке, некоторые фотохимические повреждения ДНК могут быть исправлены в процессе репарации в результате прохождения фотореактивации, темновой репарации, пострепликационных процессов, SOS-репарации.

При **фотореактивации** жизнедеятельность облученных ультрафиолетовым светом клеток восстанавливается после облучения их квантами видимого света, репарирующие ферменты (фотолиаза) разъединяют димеры и восстанавливают первоначальную структуру ДНК.

При **темновой репарации** восстановление первичной структуры ДНК происходит в темноте. Фермент эндонуклеаза находит пораженный участок в одной нити ДНК и вырезает его с последующим расширением этого выреза из нити ДНК. Затем фермент ДНК-полимераза застраивает образовавшийся разрыв по матрице неповрежденной нити ДНК, фермент ДНК-лигаза сшивает разорванную цепь, восстанавливая двуспиральную структуру.

Если повреждений в ДНК много, то темновая репарация не успеет исправить все повреждения до репликации. Поэтому может существовать так называемый **пострепликационный процесс**. Этот вид репарации не ликвидирует мутационные дефекты (измененные основания), а устраняет некоторые их следствия – брешы.

**SOS-репарация** – это заполнение брешы против поврежденных нуклеотидов с помощью специальной ДНК-полимеразы SOS, которая может застроить нить ДНК, несмотря на повреждение матрицы, произвольными нуклеотидами.

## Вопросы для самоконтроля

1. Изменчивость как фактор эволюции и предмет генетики.
2. Классификация типов изменчивости.
3. Отличительные особенности фенотипической и генотипической изменчивости.
4. Модификационная изменчивость и ее классификация.
5. Мутационная изменчивость и ее классификация.
6. Естественный мутагенез и его роль в эволюции органического мира.
7. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и его значение.
8. Индуцированный мутагенез и классификация мутаций.
9. Генные, хромосомные и геномные мутации.
10. Гаплоидия и типы полиплоидов.
11. Автополиплоиды, аллополиплоиды и анеуплоиды, методы их получения.
12. Тканевый, организменный и популяционный уровни мутаций.
13. Репарационные (исправляющие и защитные) системы клетки от повреждений молекулы ДНК.

## 9. ПОЛИПЛОИДИЯ

### 9.1. Классификация полиплоидов

Наследственная изменчивость, связанная с кратным увеличением числа хромосом, обычно называется **полиплоидией** (от греч. *poly* – много и *ploos* – складывать). В широком смысле слова под *полиплоидией* понимается изменение числа хромосом вообще.

История полиплоидии начинается с открытия И. И. Герасимова, который в 1890 г., воздействуя на водоросль спирогиру низкой температурой и некоторыми наркотическими веществами, обнаружил, что у нее задерживается деление клеток, увеличиваются размеры самих клеток и их ядер, сопровождающиеся увеличением числа хромосом и возникновением полиплоидных клеток.

Причинами возникновения полиплоидов являются:

- неравное расхождение хромосом к полюсам в анафазе;
- деление ядра без деления клетки (амитоз);
- удвоение числа хромосом в клетке без ее деления (эндомитоз).

Различают два типа возникновения полиплоидов. При нарушении митоза во время деления соматических клеток образуются *митотические* полиплоидные клетки, а *мейотический* тип возникновения полиплоидных клеток связан с нарушениями мейоза и процесса образования микро- и макроспор.

Явление полиплоидии может вызываться действием *физических* (температура, радиация), *химических* (наркотические вещества) и *механических* (пасынкование, декапитация) факторов окружающей среды.

Термин «полиплоидия» и классификацию полиплоидов предложил Г. Винклер в 1916 г. Согласно предложенной им классификации естественные и экспериментально возникающие полиплоиды подразделяются на *автополиплоиды*, *аллополиплоиды* и *анеуплоиды*.

Особую группу хромосомных изменений составляют *гаплоидные организмы*, имеющие в соматических клетках уменьшенное в 2 раза по сравнению с диплоидным число хромосом. Они делятся на моногаплоиды и полигаплоиды. Первые получаются из диплоидных, а вторые из полиплоидных форм (рис. 74).

Полиплоидия очень широко распространена в природе – более половины родов покрытосеменных растений включают виды с различным уровнем плоидности, которые составляют полиплоидные ряды.

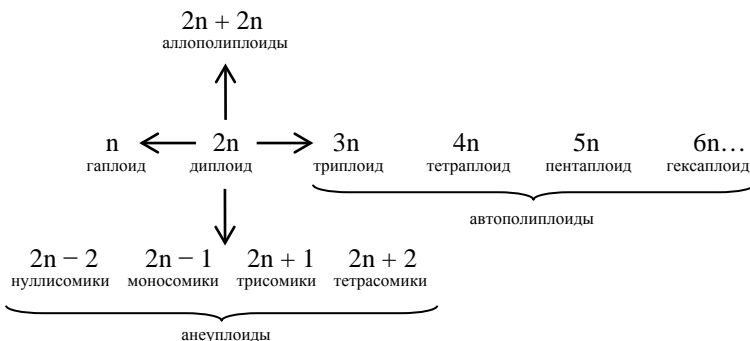


Рис. 74. Классификация полиплоидов по Винклеру

**Полиплоидный ряд** – это группа родственных видов, у которых наборы хромосом составляют ряд возрастающего кратного увеличения числа хромосом:

Картофель	12, 24, 36, 48, 60, 72, 96, 108, 144;
Щавель	20, 40, 60, 80, 100, 120, 200;
Роза	14, 21, 28, 35, 42, 56;
Овес	14, 28, 42;
Пшеница	14, 28, 42;
Ячмень	14, 28, 42;
Свекла	18, 36, 54;
Слива	16, 32, 48;
Земляника	14, 28, 42, 56.

Для каждого рода или семейства растений существует свой оптимальный уровень пloidности, обеспечивающий наиболее благоприятное протекание всех биохимических и физиологических процессов. Например, для пшеницы наиболее благоприятно тетраплоидное и гексаплоидное состояние; для сахарной свеклы оптимальным уровнем оказался диплоидный и триплоидный, тетраплоиды у этой культуры менее продуктивны, чем триплоиды, а гекса- и октаплоиды имеют очень низкую жизнеспособность.

## 9.2. Автополиплоидия. Причины возникновения в природе и методы получения в эксперименте

**Автополиплоиды** – это организмы, полученные искусственно или спонтанно возникшие в природе в результате кратного увеличения числа хромосом собственного вида.

При увеличении гаплоидного набора в 4 раза (или удвоения диплоидного набора) получают *тетраплоиды*, при в 6 раз – *гексаплоиды*, в 8 раз – *октаплоиды*. Если гаплоидное число увеличивается в 3 раза, образуются *триплоиды*, в 5 раз – *пентаплоиды* и т. д.

В природе автополиплоиды возникают в результате нарушения процесса мейоза, когда вместо гаплоидных гамет ( $n$ ) формируются нередуцированные гаметы ( $2n$ ). Если две диплоидные гаметы сливаются, то образуется тетраплоидная зигота ( $4n$ ).

В эксперименте автополиплоиды получают митотически и мейотически. Колхицином (0,01–0,25 %) обрабатывают точки роста, семена, пыльцу, корневую систему растений. Колхицин подавляет в молодых клетках проростков функции веретена клеточного деления, обеспечивающего расхождение хромосом к полюсам. Но рост клетки и деление хромосом при этом не прекращаются, клеточная перегородка не образуется, и возникает клетка с увеличенным вдвое числом хромосом.

Для получения полиплоидных форм наряду с колхицином используют также и другие химические вещества: аценафтен, нафталин, гидрохлорид, этиленмин, ауранцию, аппиоль, закись азота ( $N_2O$ ). Однако по эффективности они уступают колхицину.

*Особенности автополиплоидов* заключаются:

- в увеличении размеров ядер и клеток, устьиц, хлоропластов;
- увеличении размеров цветков, пыльников, пыльцы и некоторых органов растений;
- увеличении вегетативной массы и общей мощности растений;
- удлинении вегетационного периода;
- снижении семенной продуктивности.

У некоторых культур результаты полиплоидии используются преимущественно при создании триплоидных гибридов. У сахарной свеклы, например, она заключается в получении тетраплоидных форм и последующем скрещивании с обычными диплоидными сортами (рис. 75).

Для получения семян триплоидных гибридов, обладающих гетерозисом по урожайности и повышенным содержанием сахара в корне-

плодах, посадки подобранных пар тетраплоидных образцов и диплоидных сортов осуществляются по специально разработанной схеме. Тетраплоидные растения хорошо переопыляются с диплоидными и позволяют получать высокую урожайность триплоидных семян, необходимых для закладки высокопродуктивных плантаций с целью выращивания полноценных корнеплодов, обладающих высокой экономической эффективностью при переработке на сахар.

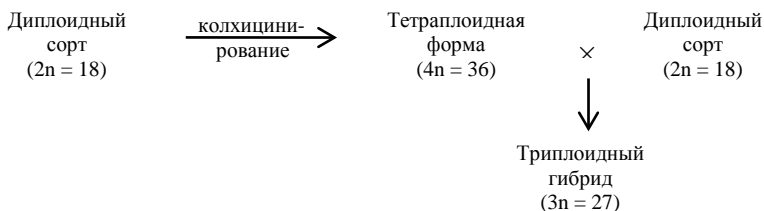


Рис. 75. Схема получения триплоидных гибридов у сахарной свеклы

В связи с бесплодием триплоидных гибридов  $F_1$  гибридные семена необходимо получать ежегодно от заранее подобранных пар.

Автополиплоиды у многих культур используют в качестве исходного материала для создания новых сортов. Наибольшие успехи достигнуты в селекции автополиплоидных форм ржи, клевера, мяты, турнепса, гречихи и триплоидных гибридов сахарной и кормовой свеклы.

### 9.3. Аллополиплоидия. Амфидиплоиды и способы их получения

**Аллополиплоиды** представляют собой организмы, возникающие в результате слияния гаплоидных наборов хромосом при отдаленной гибридизации с последующим переводом клеток зигот на полиплоидную основу путем удвоения числа хромосом.

Аллополиплоиды, создающиеся в результате четного увеличения хромосомных наборов при скрещивании двух видов или родов, называются **амфидиплоидами** (от греч. *amphi* – оба и диплоид), имеющие три гаплоидных набора хромосом, принадлежащих разным видам, – **аллотриплоидами**, пять гаплоидных наборов хромосом – **аллопентаплоидами** и т. д.

*Особенности аллополиплоидов* состоят в следующем:

- могут возникать в природе или быть получены искусственно путем удвоения числа хромосом у межвидовых или межродовых гибридов;
- отличаются от автополиплоидов своей гетерогеномностью;
- обладают признаками и свойствами исходных диплоидных родительских форм в разных сочетаниях;
- сохраняют проявление гетерозиса при вегетативном размножении;
- проявляют способность восстановления семенной продуктивности методом полиплоидизации за счет удвоения и достижения парности хромосомом.

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

Г. Д. Карпеченко скрещивал редьку *Raphanus sativus* ( $2n = 18$ ) с капустой *Brassica oleracea* ( $2n = 18$ ). Оба вида имеют в диплоидном наборе одинаковое число хромосом и образуют гаметы с девятью хромосомами. Гибриды между этими родами имеют 18 хромосом, но оказываются полностью стерильными в связи с неправильным расхождением хромосом во время мейоза. Лишь в редких случаях, когда из-за нерасхождения хромосом образовывались яйцеклетки с удвоенным их числом, оплодотворившиеся спермиями такого же типа, плодовитость восстанавливалась: в каждой гамете было по одному гаплоидному набору редьки и капусты  $9P + 9K$ , а у гибридов оказалось 36 хромосом, состоящих из двух полных наборов редьки и капусты. Мейоз у них теперь мог проходить нормально, каждая хромосома имела парную себе гомологичную хромосому. Эти 36-хромосомные гибриды были не только плодовитыми, но и константными: они не расщеплялись при последующем размножении, так как хромосомы редьки и капусты между собой не рекомбинировались. Эти гибриды отличались мощным ростом, а по строению стручка занимали как бы промежуточное положение: он состоял из двух половинок – одна была похожа на стручок капусты, вторая – на стручок редьки.

Г. Д. Карпеченко, учитывая, что эти гибриды несут полные наборы хромосом редьки и капусты и имеют некоторые признаки, свойственные обоим видам, дал им название *Raphanobrassica*.

Промежуточные гибриды между рожью и пшеницей были найдены в 1888 г. Т. Г. Римпау в Германии, в 1918 г. Г. К. Мейстером на Саратовской сельскохозяйственной опытной станции, в 1925 г. В. Н. Лебедевым на Белоцерковской опытно-селекционной станции. Поскольку в этих гибридах сочетались признаки двух родов растений – пшеницы

и ржи, С. Г. Навашин в 1927 г. назвал их амфидиплоидами, а позднее В. Е. Писарев и Л. Стадлер дали им название тритикале (*Triticale*).

В. Е. Писарев получил 56-хромосомные тритикале путем скрещивания мягкой пшеницы с рожью (рис. 76).

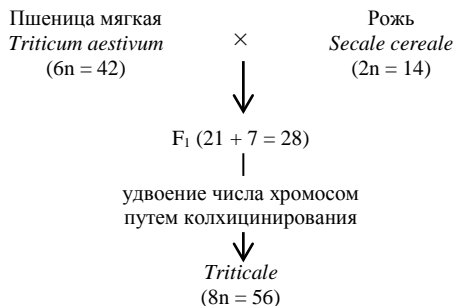


Рис. 76. Схема получения 56-хромосомной тритикале

Геномная схема этого процесса может быть записана следующим образом:  $A_1A_1B_1V_1DD \times RR \rightarrow A_1B_1DR \times 2 \rightarrow A_1A_1B_1V_1DDRR$  (8n = 56).

Гексаплоидные 42-хромосомные *Triticale* создаются в результате скрещивания озимой или яровой твердой пшеницы с рожью и колхицинирования полученных гибридов (рис. 77).

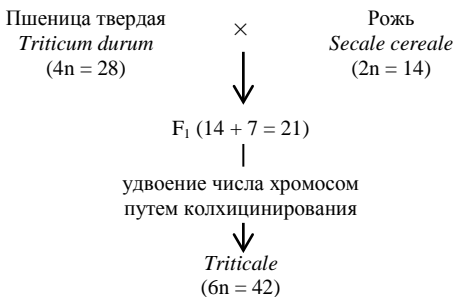


Рис. 77. Схема получения 42-хромосомной тритикале

Геномная схема получения таких *Triticale* имеет следующий вид:  $AABB \times RR \rightarrow ABR \times 2 \rightarrow AABBRR$ .

Новый способ получения тритикале с использованием тетраплоидной ржи разработал И. А. Гордей в Институте генетики и цитологии НАН Беларуси (рис. 78).

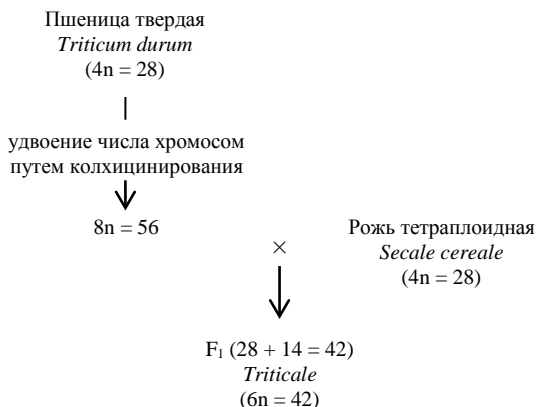


Рис. 78. Схема получения прямых плодовых 42-хромосомных тритикале

Тритикале 56-хромосомные характеризуются высоким содержанием белка (19–23 %) и лизина, крупным колосом, быстрым ростом, повышенной устойчивостью к болезням (рис. 79).

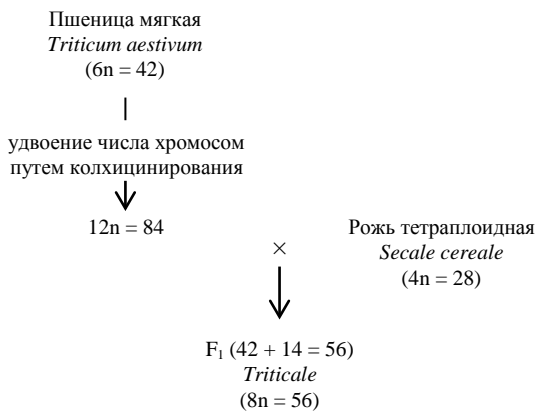


Рис. 79. Схема получения прямых плодовых 56-хромосомных тритикале

Наличие у *Triticale* генома ржи (R) делает их более зимостойкими по сравнению с обычными сортами озимой пшеницы. Но вследствие пониженной плодovitости и большого числа анеуплоидов озерненность 56-хромосомных *Triticale* составляет только 50–70 %.

Сравнительное изучение тритикале различных уровней пloidности показало, что 42-хромосомные сорта и образцы представляют значительно большую практическую ценность.

#### 9.4. Анеуплоидия. Причины возникновения и способы использования

**Анеуплоиды** – это организмы, имеющие в основном наборе увеличенное или уменьшенное, не кратное гаплоидному число хромосом.

Анеуплоиды, у которых недостает одной или двух из пары гомологичных хромосом, называются соответственно **моносомиками** ( $2n - 1$ ) или **нуллисомиками** ( $2n - 2$ ). В первом случае отсутствует одна из гомологичных хромосом какой-то пары, во втором – полностью выпадает одна пара гомологичных хромосом.

Анеуплоиды, у которых полный набор увеличен на одну или две хромосомы, называются соответственно **трисомиками** ( $2n + 1$ ) или **тетрасомиками** ( $2n + 2$ ). В первом случае какая-то пара гомологичных хромосом увеличивается на одну, т. е. происходит трисомия; во втором – одна из хромосом численно увеличивается в четыре раза, т. е. происходит тетрасомия.

Анеуплоиды могут возникать спонтанно при неправильном расхождении хромосом во время деления клеток. В результате неправильной ориентации или разделения хромосом в метафазе образуются дочерние клетки с дупликациями или нехватками по отдельным хромосомам. При слиянии возникших на этой основе гамет получают анеуплоидные организмы.

Анеуплоиды используют для установления роли каждой отдельной хромосомы и локализованных в ней генов в определении морфологических и хозяйственно-биологических признаков: устойчивости к полеганию и различным заболеваниям, карликовости, качества муки и др. Например, нуллисомик по хромосоме 16 у краснозерного сорта пшеницы Чайнз Спринг имеет белые зерна. Следовательно, гены, определяющие красную окраску у этого сорта, локализованы в хромосоме 16. Развитие остей контролируется генами, локализованными в 8-й и 10-й хромосомах.

Большое значение метода моносомного анализа заключается в том, что благодаря ему открылась возможность использования генетической инженерии, т. е. экспериментального составления генотипов путем замены, введения или добавления в них нужных хромосом от одного сорта другому. При добавлении хромосом ржи в хромосомный

набор пшеницы в полученных линиях удастся наблюдать генетический эффект отдельных хромосом ржи и их влияние на такие важные хозяйственно полезные признаки, как зимостойкость и устойчивость к болезням.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Причины, вызывающие изменение геномов. Естественные и искусственные полиплоиды.
2. Классификация полиплоидов и полиплоидные ряды.
3. Автополиплоиды и аллополиплоиды, их значение в природе и селекционной работе.
4. Полиплоидия и ее роль при использовании отдаленной гибридизации.
5. Отличительные особенности полиплоидов и диплоидов.
6. Схема получения триплоидных гибридов на примере сахарной свеклы.
7. Аллополиплоиды и схема их получения.
8. Схема получения 42-хромосомной тритикале.
9. Схема получения 56-хромосомной тритикале.
10. Метод получения прямых плодовых тритикале по И. А. Гордею.
11. Причины возникновения анеуплоидов и их использование при проведении моносомного анализа.

## 10. ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

### 10.1. Понятие об отдаленной гибридизации

**Отдаленная гибридизация** – это скрещивание форм, относящихся к различным видам или родам. В зависимости от того, скрещиваются видовые или родовые формы, отдаленная гибридизация подразделяется на *межвидовую* и *межродовую*.

К межвидовым относятся гибриды, полученные при скрещиваниях: мягкая пшеница × твердая пшеница, подсолнечник × топинамбур, овес посевной × овес византийский, культурный картофель × дикие виды картофеля; к межродовым – пшеница × рожь, пшеница × пырей, ячмень × элимус, пшеница × эгилопс.

По способу получения отдаленные гибриды могут быть естественными (спонтанными) или искусственными, полученными в эксперименте человеком.

Первый отдаленный гибрид в Российской академии получил И. Кельрейтер в 1760 г. путем скрещивания двух различных видов табака.

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

Особенности отдаленных гибридов проявляются в повышенной мощности развития, гигантском росте, крупности плодов и семян, зимостойкости, засухоустойчивости и устойчивости к болезням.

Например, наибольший интерес для скрещивания с пшеницей представляет пырей сизый, который обладает высокой зимостойкостью, устойчивостью к грибным болезням, высокобелковостью зерна (20–22 %), большой продуктивной кустистостью и многоцветковостью, хорошей озерненностью колосьев и другими признаками.

Для создания устойчивых сортов картофеля к фитофторе, агрессивным расам рака, вирусным заболеваниям, картофельной нематодой и колорадскому жуку широко используется проведение отдаленных скрещиваний культурного вида картофеля *Solanum tuberosum* с другими видами этого рода (*S. demissum*, *S. andigenum*, *S. acaule*), которые являются донорами вышеперечисленных и других полезных признаков.

Для повышения качества белка у пшеницы мягкой ее скрещивают с пшеницей твердой. Пшеница Тимофеева обладает комплексным иммунитетом почти ко всем грибным заболеваниям пшеницы и не поражается шведской мухой. Поэтому ее используют в гибридизации с *T. aestivum* и *T. durum*.

Благодаря методу отдаленной гибридизации человеку удалось создать не только многочисленные ценные сорта, но и новую зерновую культуру под названием тритикале от скрещивания пшеницы с рожью, совмещающую признаки двух основных хлебных культур. Тритикале получила широкое распространение на всех континентах земного шара и занимает несколько десятков миллионов гектаров посевов ежегодно.

Основоположником теории и практики использования отдаленной гибридизации является И. В. Мичурин. Он утверждал революционизирующее значение этого метода в изменении наследственности растений и считал, что «будущее селекции принадлежит отдаленной гибридизации». Им разработаны методы преодоления нескрещиваемости различных видов растений и бесплодия полученных отдаленных гибридов, создано более 300 новых сортов плодово-ягодных культур.

При работе с отдаленными гибридами Г. Д. Карпеченко впервые получил плодовой капустно-редечный гибрид и предложил классифицировать отдаленные гибриды на *конгруэнтные* и *инконгруэнтные* в зависимости от степени различий между родительскими видами по числу, размерам и форме хромосом.

**Конгруэнтными скрещиваниями** он назвал гибридизацию близких видов, когда родительские формы имеют «соответственные» наборы хромосом, способные комбинироваться у гибридов без понижения жизнеспособности и фертильности. В качестве примеров конгруэнтных скрещиваний можно привести скрещивания двух видов овса: *Avena sativa* ( $2n = 42$ ) и *A. byzantina* ( $2n = 42$ ), двух видов пшеницы: *Triticum durum* ( $2n = 28$ ) и *T. dicoccum* ( $2n = 28$ ) или двух видов люпина: *Lupinus angustifolius* и *L. linifolius*.

К **инконгруэнтному скрещиванию** относятся такие скрещивания, когда родительские формы имеют «несоответственные» наборы хромосом по их размерам и числу или когда их различия связаны с цитоплазмой. Эти различия приводят к нарушению мейоза и являются причиной полной или частичной стерильности, ненормального развития гибридов  $F_1$  и последующих поколений.

## **10.2. Нескрещиваемость видов и бесплодие отдаленных гибридов. Причины и методы преодоления**

Причины нескрещиваемости видов при отдаленной гибридизации связаны с существованием генетической несовместимости и различных видов изоляции:

- *генетическая несовместимость* проявляется под действием генов несовместимости пыльцевых трубок и тканей пестика;
- *физиологическая изоляция* возникает при образовании на рыльце пестика материнского вида ингибирующих веществ для пыльцы других видов;
- *морфологическая изоляция* связана с гетеростилией строения генеративных органов и наличием избирательности опыления;
- *экологическая изоляция* наблюдается в том случае, когда подобранные родительские формы различаются по срокам цветения.

*Для более успешного проведения отдаленной гибридизации* разработаны различные *методы* преодоления нескрещиваемости между подобранными видами растений, среди которых наиболее эффективными являются мичуринские методы предварительного вегетативного сближения, смеси пыльцы, посредника, укорачивания столбика, трансплантации частей столбика с рыльцем отцовского цветка, нанесения биостимуляторов на рыльце пестика.

В повышении эффективности отдаленной гибридизации применяются более новые методы предварительного перевода одного из компонентов на другой уровень пloidности путем полиплоидизации или деплоидизации, в результате чего оба родителя будут иметь одинаковое число хромосом и лучше скрещиваться между собой.

Предварительная *полиплоидизация родительских форм* или чаще всего материнской формы способствует получению нередуцированных гамет. Этот метод, разработанный И. А. Гордеем, позволяет при скрещивании пшеницы с тетраплоидной рожью получать прямые плодовые тритикале.

*Метод эмбриокультуры* может дать положительные результаты в тех случаях, когда после оплодотворения развивающиеся семена могут отмирать на первых этапах развития. В этих случаях оплодотворенные семечки извлекаются из завязи и доращиваются на питательной среде *in vitro*.

*Метод соматической гибридизации* позволяет осуществлять соединение протопластов (оголенных клеток) различных видов в единое целое. В результате этого образуются гибридные соматические клетки, из которых в условиях *in vitro* начинается процесс развития совершенно новых растений.

*Метод смеси пыльцы.* Для того чтобы скрестить растения А и В, добавляют пыльцу растений С, D, Е. Скрещиваемость увеличивается, так как выделения разнообразной пыльцы, наносимой на рыльца цвет-

ков материнского растения, усиливают ферментативные процессы, что способствует прорастанию пыльцы. Таким методом были получены гибриды между яблоней и грушей, вишней и черемухой, айвой и грушей, абрикосом и сливой.

*Метод предварительного вегетативного сближения* заключается в прививке растений разных видов, которые запланировано скрестить между собой, но обычным путем они не скрещиваются. При использовании этого метода черенки одного вида прививают в крону другого вида (например, рябины на грушу, яблони на грушу). В привитых черенках в результате их совместного произрастания с подвоем происходят определенные биохимические и физиологические процессы, позволяющие затем провести удачное скрещивание. Этот метод можно применять для преодоления нескрещиваемости и при отдаленной гибридизации полевых культур (пшеница мягкая  $\times$  элимус, пшеница  $\times$  рожь) путем пересадки зародыша одного вида на эндосперм семени другого вида.

*Метод посредника* используют в том случае, если два нужных вида не скрещиваются между собой. В этом случае находят третий вид, который первоначально скрещивают с одним видом, а затем полученный межвидовой гибрид скрещивают со вторым видом. Этот метод Мичурин применил при гибридизации южного персика Давида с дикой разновидностью монгольского миндаля. Полученный плодовой гибрид легко скрещивался с культурным персиком в качестве посредника. Метод посредника применяется при отдаленной гибридизации картофеля (*S. bulbocastanum*  $\times$  *S. acaule*)  $\times$  *S. tuberosum* и других культур.

При использовании отдаленной гибридизации в селекции приходится решать не менее сложную проблему, связанную с бесплодием гибридов первого поколения.

Чем дальше находятся друг от друга в систематическом и генетическом отношении скрещиваемые виды и роды, тем больше выражено бесплодие их гибридов.

Основными причинами бесплодия отдаленных гибридов являются недоразвитие генеративных органов и нарушения мейоза, приводящие к образованию нежизнеспособной пыльцы и аномальных яйцеклеток.

Главные причины стерильности отдаленных гибридов, связанные с нарушениями микро- и макроспорогенеза:

– разное число хромосом у скрещиваемых видов, приводящее к образованию унивалентов (в результате образуются нежизнеспособные гаметы);

– отсутствие или нарушение конъюгации хромосом у гибридов  $F_1$  при равном их числе у скрещиваемых видов вследствие больших структурных различий хромосом;

– несовместимость хромосом одного вида с цитоплазмой другого вида (хромосомы одного вида в цитоплазме другого из-за биохимического несоответствия могут утрачивать способность к нормальной репликации, вследствие чего подавляется митоз);

– неспособность к взаимозаменяемости отдельных хромосом у гибридов скрещиваемых видов (конъюгация хромосом может происходить нормально с полным образованием бивалентов, но гибриды  $F_1$  бывают низкоплодовитыми, а в  $F_2$  наряду с нормальными образуется много маложизнеспособных и уродливых растений).

*Для преодоления стерильности гибридов  $F_1$*  применяют возвратные скрещивания путем опыления их пыльцой одной из родительских форм, удвоения числа хромосом, используют метод эмбриокультуры, или метод зародышей, в условиях *in vitro*.

*Опыление пыльцой одной из родительских форм* используют в гибридизации пшеницы с рожью, пшеницы с пыреем, пшеницы мягкой с твердой. Недостаток этого метода заключается в возврате гибридов в последующих гибридных поколениях к признакам и свойствам той родительской формы, пыльцой которой производилось повторное опыление.

Например, при беккроссировании пшенично-ржаных гибридов  $F_1$  пшеницей восстанавливается их плодовитость. Но степень гибридности с каждым возвратным скрещиванием уменьшается, в последующих поколениях идет расщепление, в результате которого полностью восстанавливаются видовые свойства пшеницы и исчезают морфологические, а также почти все хозяйственно-биологические признаки ржи.

*Удвоение числа хромосом* используют для получения амфидиплоидов со сбалансированным числом хромосом. Этот метод дает возможность устранять стерильность, вызываемую различными нарушениями мейоза, но не может устранить тех глубоких аномалий, которые вызываются недоразвитием генеративных органов.

*Метод эмбриокультуры, или метод зародышей*, используется в том случае, если гибридный зародыш  $F_1$  собственного эндосперма не развивает. Тогда его извлекают, выращивают на искусственных средах, затем колхицинируют и получают амфидиплоид.

### 10.3. Характер наследования признаков и особенности формообразования у отдаленных гибридов

При скрещивании двух культурных видов у отдаленных гибридов  $F_1$  имеет место *промежуточный тип наследования*. При скрещивании культурных видов с дикими, как правило, *доминируют признаки диких*, так как дикий вид прошел длительный период эволюции с накоплением большого количества доминантных генов.

Например, у гибридов  $F_1$  от скрещивания подсолнечника с топинамбуром проявляется полный иммунитет к заболеваниям, около 96 % их оказываются многолетними формами.

У пшенично-пырейных гибридов  $F_1$  доминируют признаки пырея: многолетний образ жизни, высокая морозостойкость, устойчивость к грибным болезням, длинный рыхлый колос, прочная соломина.

При скрещивании культурных видов картофеля с дикими гибриды обычно имеют длинные столоны, мелкие клубни и отличаются очень небольшой продуктивностью. Для их окультуривания проводят до пяти – восьми повторных скрещиваний с культурными сортами.

Явление *сверхдоминирования* проявляется по количественным признакам и выражается в виде гетерозиса, т. е. в виде мощного развития отдаленных гибридов  $F_1$  по сравнению с исходными родительскими формами.

Гибриды  $F_2$  и последующие поколения при отдаленной гибридизации характеризуются широким формообразовательным процессом. Наблюдаемое расщепление не подчиняется законам Г. Менделя. При этом в  $F_2$ , как правило, образуется четыре группы гибридов:

- гибриды, сходные с видом А;
- гибриды, сходные с видом В;
- гибриды с промежуточным наследованием;
- новообразования.

В последующих поколениях ( $F_3$ ,  $F_4$ ) первые две группы будут приближаться к третьей (промежуточной) и с каждым годом расщепление всех групп будет уменьшаться. Формы четвертой группы при их константности в последующем дадут новые образцы.

При отдаленной гибридизации проявляется комбинационная изменчивость за счет межгеномного взаимодействия и рекомбинации генов. Кроме того, в потомстве отдаленных гибридов усиливается мутационный процесс, что также может являться причиной новообразований из-за взаимодействия различных геномов.

#### 10.4. Значение отдаленной гибридизации в селекции. Синтез и ресинтез видов

Отдаленная гибридизация в эксперименте является одним из факторов создания исходного материала для селекции – **синтеза видов**, а также условием для синтеза новых таксонов либо искусственного восстановления уже существующих видов – **ресинтеза видов**.

Искусственным путем синтезированы следующие новые формы:

- тритикале (отдаленный гибрид между пшеницей и рожью);
- тритордеум (отдаленный гибрид между пшеницей и ячменем);
- рафанобрассика (отдаленный гибрид между редькой и капустой);
- рапс (отдаленный гибрид между капустой и сурепицей);
- тописолнечник (отдаленный гибрид между топинамбуром и подсолнечником).

Возможность ресинтеза видов впервые была доказана в 30-х гг. прошлого столетия шведским генетиком А. Мюнтцингом. Ему удалось воссоздать в эксперименте процесс образования одного из видов пильника.

В 1928 г. Д. Клаусен высказал предположение о происхождении табака *Nicotiana tabacum* ( $2n = 48$ ) от скрещивания двух видов *N. silvestris* ( $2n = 24$ ) и *N. tomentosa* ( $2n = 24$ ) с последующим удвоением хромосом. В начале 30-х гг. Д. Костов реализовал эту гипотезу, ресинтезовав *N. tabacum*.

В. А. Рыбин, а также М. Крен и У. Лоуренс показали, что культурная слива *Prunus domestica* ( $2n = 48$ ) произошла от скрещивания терна *P. spinosa* ( $2n = 32$ ) и алычи *P. divaricata* ( $2n = 16$ ) с последующим удвоением числа хромосом. Дикого предка у нее, таким образом, не существовало.

Расшифровано происхождение основной зерновой культуры мира – пшеницы мягкой (*Triticum aestivum*). Эта пшеница – гексаплоид ( $6n = 42$ ), геномный состав которого принято обозначать формулой AABBDD. Доказано, что геном А происходит от дикой однозернянки *T. urartu* ( $2n = 14$ ), геном В – от *Aegilops langissima* ( $2n = 14$ ), геном D – от *Aegilops tauschii*. Путем скрещивания дикой тетраплоидной пшеницы *T. dicoccoides* ( $2n = 28$ ) с *Aegilops tauschii* (DD) при последующем удвоении числа хромосом Э. Сирс получил 42-хромосомную форму (AABBDD). Эта синтетическая пшеница очень похожа на *T. aestivum* и легко скрещивается с обычными сортами мягкой пшеницы и другими гексаплоидными видами.

## Вопросы для самоконтроля

1. Сущность и определение отдаленной гибридизации.
2. Основные различия между внутривидовыми и отдаленными гибридами.
3. Примеры межвидовых гибридов.
4. Примеры межродовых гибридов.
5. Значение отдаленной гибридизации в селекции.
6. История получения первого отдаленного гибрида в России.
7. Основополагающие работы в теории и практике использования отдаленной гибридизации И. В. Мичурина, Г. Д. Карпеченко и др.
8. Конгруэнтные и инконгруэнтные отдаленные гибриды.
9. Причины нескрещиваемости отдаленных гибридов.
10. Методы преодоления нескрещиваемости видов при отдаленной гибридизации.
11. Причины бесплодия отдаленных гибридов первого поколения.
12. Методы преодоления бесплодия у отдаленных гибридов первого поколения.
13. Особенности и типы наследования признаков у отдаленных гибридов.
14. Синтез и ресинтез новых видов при отдаленной гибридизации.
15. Схема ресинтеза на примере табака, сливы, пшеницы, рапса.

## 11. ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС

### 11.1. Генетическая сущность инбридинга (инцухта)

Жизнеспособность потомства во многом определяется степенью родства родительских особей, участвующих в оплодотворении. В зависимости от этого различают два типа скрещиваний: аутбридинг и инбридинг.

**Аутбридингом** называется скрещивание неродственных особей одной породы, разных пород (кроссбридинг) и разных видов (отдаленная гибридизация).

**Инбридингом (инцухтом)** называется принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений или близкородственное спаривание животных.

По биологии цветения и оплодотворения растения условно делят на самооплодотворяющиеся и перекрестнооплодотворяющиеся.

*Самооплодотворяющиеся растения* завязывают семена и дают нормальное жизнеспособное потомство при опылении пыльцой своего же цветка или растения. К таким растениям относятся: пшеница, ячмень, овес, рис, сорго, арахис, горох, фасоль, соя, кормовые бобы, лен, хлопчатник, томат, люпин узколистный, желтый и белый.

*Перекрестнооплодотворяющиеся растения* могут завязывать семена и давать жизнеспособное потомство только при аутбридинге, т. е. при опылении пыльцой других растений. К ним относятся: рожь, кукуруза, люцерна, клевер, свекла, капуста, яблоня, земляника, гречиха.

При инбридинге (инцухте) в потомстве проявляется низкая завязываемость семян, инбредная депрессия, дифференциация исходной популяции на четко различимые инбредные линии (инцухт-линии), выравнивание растений в пределах одной инбредной линии.

При инбридинге у перекрестноопыляющихся растений семена либо не завязываются, либо завязываются в незначительном количестве, а растения, выросшие из таких семян, обычно менее жизнеспособные и низкопродуктивные.

Снижение жизнеспособности и продуктивности у растений, полученных в результате принудительного самоопыления, называется **инбредной депрессией**, или **вырождением**.

Получаемые инбредные линии (инцухт-линии) обозначают латинской буквой I, а число поколений, в которых повторялся инбридинг, – стоящей внизу цифрой: однократное самоопыление – I<sub>1</sub>, двукратное – I<sub>2</sub> и т. д.

В результате инбридинга происходит разделение исходной гетерозиготной популяции на ряд генотипически различных линий. Чем больше число генов, по которым гетерозиготна исходная популяция, тем больше инбредных гомозиготных линий в ней можно выделить (рис. 80).

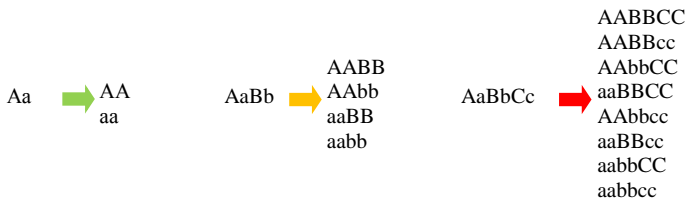


Рис. 80. Инбредные линии

Растения в пределах одной инбредной линии с каждым поколением инбридинга становятся более однотипными и гомозиготными. Предполагают, что одной из причин инбредной депрессии является переход в гомозиготное состояние летальных и сублетальных рецессивных генов, снижающих жизнеспособность и продуктивность растений.

При инбридинге в каждом поколении повышается доля гомозиготных особей (рис. 81).

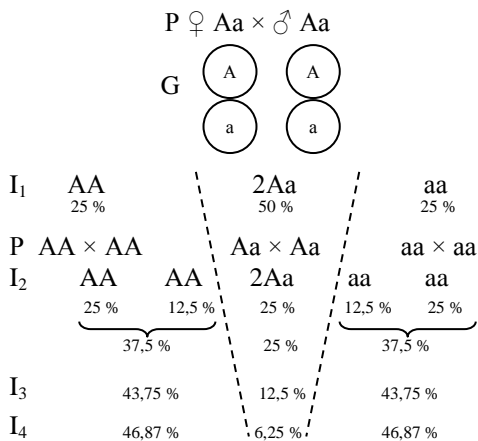


Рис. 81. Снижение гетерозиготности и возрастание гомозиготности в популяции при инбридинге

У растения с генотипом Аа в результате самоопыления в I<sub>1</sub> частота гетерозиготных растений уменьшится вдвое: 25 % АА : 50 % Аа : 25 % аа. При повторном инбридинге в I<sub>2</sub> частота гетерозигот снова уменьшится вдвое: 37,5 % АА : 25 % Аа : 37,5 % аа.

В 5–7-м поколениях потомство инбредной линии становится практически константным. К этому времени растения достигают так называемого *инбредного минимума*, и при дальнейшем инбридинге снижения их продуктивности и жизнеспособности не наблюдается.

Степень увеличения гомозиготности в популяции под влиянием близкородственного скрещивания называется *коэффициентом инбридинга*, который определяется по формуле, предложенной С. Райтом:

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

где  $n$  – число поколений инбридинга;

$F$  – коэффициент инбридинга.

Сами по себе инбредные линии не возделывают в производстве из-за их пониженной продуктивности, но метод инбридинга используют в селекции для выявления имеющихся в популяции ценных сочетаний генов и закрепления их в потомстве. Например, гены короткостебельности у ржи, высокой сахаристости у сахарной свеклы. У кукурузы выделены константные линии, обладающие отдельными ценными свойствами и признаками – повышенным содержанием жира и белка в зерне, скороспелостью, низкорослостью, устойчивостью к пузырчатой головне. Однако использование инбридинга затрудняется явлением инбредной депрессии, из-за которой возникает опасность утери некоторых ценных генов.

Наиболее перспективным оказалось использование инбредных линий в селекции на гетерозис, так как при скрещивании между собой некоторые линии дают высокопродуктивное, мощно развитое потомство.

## 11.2. Гетерозис. Типы и виды гетерозиса. Теории гетерозиса

Явление увеличения мощности и жизнеспособности, повышения продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с их родительскими формами называется **гетерозисом**.

Впервые мощность развития гибридов обнаружил И. Кёльрёйтер в 1772 г. при изучении растений, полученных в результате скрещивания двух видов табака. Понятие о гетерозисе как проявлении «гибридной

силы» было введено в науку американским генетиком В. Шеллом в 1914 г.

Самое главное преимущество гетерозисных гибридов заключается в повышенной урожайности и устойчивости к внешним условиям. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет 15–30 %.

Шведский генетик А. Густафссон предложил классифицировать гетерозис у растений на репродуктивный, соматический и приспособительный.

**Репродуктивный гетерозис** выражается в лучшем развитии органов размножения растений, повышенной фертильности, более высокой урожайности плодов и семян.

При **соматическом гетерозисе** у гибридных организмов наблюдается более мощное развитие вегетативных частей (высота растений, толщина стеблей, число побегов и листьев и т. д.).

**Приспособительный (адаптивный) гетерозис** выражается в повышенной жизнеспособности и приспособленности гибридов к условиям произрастания, повышенной засухоустойчивости, зимостойкости.

В генетических исследованиях гетерозисные гибриды оценивают по степени проявления истинного, гипотетического и конкурсного гетерозиса.

**Истинный гетерозис** – это способность гибридов  $F_1$  превосходить по данному признаку лучшую из родительских форм.

**Гипотетический гетерозис** – отношение превышения данного признака над средним его показателем у родительских форм.

Истинный и гипотетический гетерозис не свидетельствуют о практической ценности данной гибридной комбинации. Эту ценность определяет в первую очередь **конкурсный гетерозис**, который показывает, на сколько процентов растения гибрида  $F_1$  по значению данного признака превосходят лучший районированный сорт или гибрид (стандарт).

В современной генетике существует несколько теорий, объясняющих явления инбредной депрессии и гетерозиса: теория доминирования, теория сверхдоминирования, гипотеза генетического баланса.

В основе *теории доминирования* лежат представления о том, что благоприятно действующие на рост и развитие организма гены становятся доминантными и полудоминантными, а гены, действующие неблагоприятно, – рецессивными.

По этой теории гетерозис связан с многосторонним действием доминантных генов, которые подавляют возможное вредное действие

своих рецессивных аллелей и обладают аддитивным, или суммирующим, эффектом в отношении многих количественных признаков, по которым обычно и наблюдается проявление гетерозиса.

*Теория сверхдоминирования (гипотеза гетерозиготности)* 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 в связи с этим могут взаимно дополнять друг друга.

Для объяснения явления гетерозиса имеется также *гипотеза генетического баланса*, согласно которой у гибридных организмов воссоздаются недостающие элементы за счет различных типов взаимодействия генетических, цитоплазматических, физиологических и биохимических факторов между собой и с условиями окружающей среды.

### 11.3. Особенности проявления и закрепления гетерозиса

Характерными особенностями гетерозиса являются:

- наиболее сильное его проявление у гибридов первого поколения;
- резкое снижение во втором и дальнейшее затухание в последующих поколениях.

Это явление связано с уменьшением гетерозиготности растений в гибридной популяции. По данным американских генетиков, урожайность зерна у гетерозисных гибридов кукурузы в среднем снижается в  $F_2$  на 35 %, а в  $F_3$  – на 50 % по сравнению с урожайностью гибридов  $F_1$ .

Явление гетерозиса широко используется в производстве как надежное средство повышения урожайности ряда сельскохозяйственных культур. Прибавка урожайности у гибридов  $F_1$  измеряется примерно следующими величинами (в %):

- кукуруза – 20–30;
- подсолнечник (сбор масла) – 25;
- сорго (зеленая масса) – около 200, зерно – 25–50;
- табак (урожай листьев) – 30–40;
- кормовая свекла (выход сухого вещества) – 25–30;
- хлопчатник (волокно) – 30–35.

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

Важнейшее отличие гетерозисных гибридов от обычных гибридных сортов состоит в том, что они используются в производстве лишь в первом поколении, поэтому у однолетних культур их нужно получать ежегодно.

Основными способами закрепления гетерозиса являются:

- вегетативное размножение;
- перевод на апомиктическое размножение;
- перевод на полиплоидный уровень.

У вегетативно размножаемых растений закрепление гетерозиса 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. Основная особенность апомиктически размножающихся растений заключается в отсутствии у них мейоза, благодаря чему выключается механизм расщепления при образовании семян. Поэтому потомство апомиктов генетически полностью идентично материнским формам. Если можно было бы перевести гибриды на размножение путем апомиксиса, их потомство в течение неограниченного числа поколений полностью сохраняло бы гетерозис.

Закрепить гетерозис можно путем перевода гибридов на полиплоидный уровень с использованием колхицинирования. У автополиплоидов во втором и последующих поколениях расщепление идет медленнее, чем у исходных диплоидных растений, гомозиготных форм выделяется значительно меньше, тем самым поддерживается более высокий уровень гетерозиготности.

Первые формы полиплоидных гибридов получены у кукурузы. Гетерозис у них поддерживается на протяжении нескольких поколений, до пятого-шестого включительно. Перевод гетерозисных гибридов на полиплоидный уровень в некоторых случаях может быть осуществлен генетическим методом. Например, у кукурузы известен рецессивный ген *elongate*, обуславливающий в гомозиготном состоянии нерасхождение хромосом и образование диплоидных яйцеклеток. Разработана система скрещиваний для введения этого гена в любую самоопыленную линию для получения полиплоидов нужного генотипа.

#### 11.4. Общая и специфическая комбинационная способность, методы их оценки

При создании гетерозисных гибридов чрезвычайно важное значение имеет подбор родительских пар, обладающих высокой комбинационной способностью.

**Комбинационная способность** – это способность родительских компонентов при скрещивании давать высокопродуктивные гибриды. В связи с этим в селекции на гетерозис самоопыленные линии и сорта оценивают по общей комбинационной способности (ОКС) и специфической комбинационной способности (СКС).

**Общая комбинационная способность** показывает среднюю ценность линий и сортов по продуктивности или другим свойствам в гибридных комбинациях. Например, у кукурузы для определения ОКС чаще используют метод топкросса (рис. 82).

$$\begin{array}{l} A \times T \\ B \times T \\ C \times T \\ D \times T \end{array}$$

Рис. 82. Топкросс

При этом все изучаемые линии высевают в качестве материнских чередующимися рядами с отцовским сортом-тестером. В качестве тестера используют сорт или гибридную комбинацию с широкой наследственной основой. Такие скрещивания позволяют выявить наиболее ценные исходные образцы, способные давать высококачественные гибриды при использовании их в качестве материнского компонента.

У ржи, люцерны, клевера и других культур используют преимущественно метод поликросса – такие скрещивания, при которых каждый изучаемый образец скрещивается со многими тестерами (рис. 83).

$$\begin{array}{cccc} A \times T_1 & B \times T_1 & C \times T_1 & D \times T_1 \\ A \times T_2 & B \times T_2 & C \times T_2 & D \times T_2 \\ A \times T_3 & B \times T_3 & C \times T_3 & D \times T_3 \\ A \times T_4 & B \times T_4 & C \times T_4 & D \times T_4 \end{array}$$

Рис. 83. Поликросс

Выявленный набор лучших тестеров может быть отобран для совместного посева с изучаемым сортом при создании новой поликроссной, синтетической популяции, обладающей высокой урожайностью

за счет свободного переопыления между подобранными компонентами у перекрестноопыляющихся культур.

Оценку ОКС дают по продуктивности гибридов  $F_1$ . Для этого суммируют урожайность гибридов всех самоопыленных линий, вычисляют среднюю урожайность по данному топкроссу и отклонение урожайности данного гибрида от средней урожайности. Линии, которые в комбинации с тестером дали урожай ниже среднего по опыту, бракуют.

**Специфической комбинационной способностью** называется способность линии показывать высокую величину гетерозиса в какой-нибудь одной конкретной комбинации.

Линии, отобранные по ОКС, оценивают по СКС в системе диаллельных скрещиваний (рис. 84).

	A	B	C	D
A	–	AB	AC	AD
B	BA	–	BC	BD
C	CA	CB	–	CD
D	DA	DB	DC	–

Рис. 84. Диаллельные скрещивания

Гетерозис проявляется тем сильнее, чем лучше взаимно дополняют друг друга изучаемые самоопыленные линии и создают возможности большей гетерозиготности в гибриде.

### Вопросы для самоконтроля

1. Отличия аутбридинга от инбридинга.
2. Причины проявления инбредной депрессии.
3. Зависимость количества возникающих гомозиготных инбредных линий в популяциях самоопыляющихся видов растений.
4. Закономерность уменьшения гетерозигот при самоопылении и соответствующее увеличение гомозигот при повторном инбридинге.
5. Репродуктивный, соматический и приспособительный гетерозис.
6. Оценка степени проявления истинного, гипотетического и курсного гетерозиса.
7. Теории гетерозиса.
8. Способы закрепления гетерозиса.
9. Метод топкросса и его использование при определении общей комбинационной способности компонентов скрещиваний.
10. Метод поликросса и его использование для оценки специфической комбинационной способности.

## 12. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СЕЛЕКЦИЯ. ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ И МЕТОДЫ УПРАВЛЕНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ РАЗВИТИЕМ

### 12.1. Генетические процессы в популяциях самоопылителей и перекрестников

Основной систематической единицей, реально существующей в природе, является **вид**, занимающий определенный ареал распространения, представляющий собой совокупность родственных по происхождению особей, качественно отличающихся от других видов и не скрещивающихся с ними, что обеспечивает генетическую изоляцию между видами.

**Популяция** является главным структурным элементом вида, ее можно определить как совокупность особей родственного происхождения одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся между собой и в некоторой степени изолированных от других популяций данного вида.

Следовательно, основными отличительными особенностями между видом и популяцией являются следующие:

1) вид представляет собой обособленную совокупность близкородственных особей, генетически закрытую систему от других видов, основную систематическую единицу, входящую в состав определенного рода и семейства;

2) популяция является составной частью вида, представляет собой совокупность генетически различающихся биотипов, генетически открытую систему, в которой происходит обмен наследственной информацией между ними;

3) популяция может пополняться новыми биотипами и подвергаться отбору лучших из них для селекции на адаптивность к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды.

В становлении и развитии теории генетики популяций первостепенное значение имела классическая работа «О наследовании в популяциях и чистых линиях», опубликованная В. Иогансеном в 1903 г. по результатам изучения характера наследования массы семян у фасоли и признака череззерницы семян в колосе ячменя. На основании своих опытов он пришел к выводу, что улучшающий отбор является эффективным только в гетерогенных популяциях, но совершенно неэффективным в гомозиготных чистых линиях.

Основополагающее значение для генетики популяций имели также работы С. С. Четверикова. В 1926 г. он опубликовал статью «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», в которой обосновал учение о генетической структуре популяций, разработал методы генетического анализа наследственности популяций и показал, что все эволюционные события происходят внутри популяции, которая как губка «насыщена» возникающими мутациями.

Впоследствии Н. П. Дубинин, С. Райт и другие ученые развернули большие теоретические исследования, на основе которых сформировалось учение о генетике популяций и возникло отдельное направление под названием **популяционная генетика**, изучающая закономерности генетических процессов, происходящих в естественных и экспериментальных популяциях растений, животных и микроорганизмов.

Эволюция видов происходит путем непрерывной замены одних генов другими, появлением новых и утратой имеющихся признаков в популяции. Генетическая изменчивость популяции происходит в результате возникновения мутаций, рекомбинаций и проявления комбинационной изменчивости. Характеристика популяции зависит от ее генофонда, связанного с составом хромосомного набора и количеством различных генов. На формирование структуры популяции влияют направление и интенсивность отбора, способ размножения, численность особей, различные виды изоляций и др. Большое влияние на генетические процессы и структуру популяций оказывает способ размножения, поэтому популяции самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений различаются между собой.

Для простоты понимания происходящих в популяции генетических процессов в зависимости от способа опыления необходимо более подробно рассмотреть популяцию самоопыляющихся растений, состоящую из двух гомозиготных линий по одной паре аллельных генов  $AA$  и  $aa$ . До тех пор пока не произойдет мутация или переопыление этих линий, популяция будет состоять из двух генотипов. В случае же переопыления или мутации одного из растений в популяции появится новая гетерозиготная особь  $Aa$ , и тогда популяция будет состоять уже из трех генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , что отразится на структуре популяции в последующих поколениях.

Все гомозиготные особи  $AA$  и  $aa$  при самоопылении будут давать себе подобное потомство, но гетерозиготные растения при самоопылении дадут как гетерозиготные, так и гомозиготные особи. При этом

количество гетерозигот с каждым поколением будет уменьшаться, а гомозигот увеличиваться (табл. 10).

Таблица 10. Частота гомозигот и гетерозигот в потомствах самоопыляющихся растений

Потомство	Соотношение генотипов в потомстве					
	Частота генотипов, %			Доля частей генотипов		
	AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
P <sub>♀</sub>	–	–	100	–	–	4
P <sub>♂</sub>	100	–	–	4	–	–
F <sub>1</sub>	–	100	–	–	4	–
F <sub>2</sub>	25	50	25	1	2	1
F <sub>3</sub>	37,50	25	37,50	3	2	3
F <sub>4</sub>	43,75	12,50	43,75	7	2	7
F <sub>5</sub>	46,88	6,25	46,88	15	2	15
F <sub>6</sub>	48,44	3,13	48,44	31	2	31
F <sub>7</sub>	49,22	1,56	49,22	63	2	63
F <sub>8</sub>	49,61	0,78	49,61	127	2	127
F <sub>9</sub>	49,80	0,39	49,80	255	2	255
F <sub>10</sub>	49,91	0,19	49,91	511	2	511
F <sub>11</sub>	49,95	0,097	49,95	1023	2	1023
F <sub>21</sub>	49,9995	0,0001	49,9995	1047000	2	1047000

Из представленных в таблице данных видно, что согласно закономерности расщепления гетерозиготных гибридов по генотипу во втором поколении моногибридного скрещивания в соотношении 1 AA : 2 Aa : 1 aa число гетерозиготных особей постоянно уменьшается. В результате этого возникшие от переопыления или мутации гетерозиготные генотипы в течение последующих поколений выпадут, а в составе популяции по-прежнему останутся две исходные линии.

Аналогичный результат получится и в популяции, являющейся потомством одного гетерозиготного растения с генотипом Aa. Если исходное растение окажется гетерозиготным по двум, трем и более парам аллельных генов (Aa, Bb, Cc, Dd), то через 20 поколений сформируется популяция, состоящая из соответственного числа гомозиготных линий AA и aa, BB и bb, CC и cc, DD и dd.

Как видно, в популяциях самоопылителей рецессивные гены быстро переходят в гомозиготное состояние и подвергаются действию отбора. Возникающие доминантные признаки фенотипически проявляются сразу в первом поколении, а в случае наличия отрицательных признаков элиминируются под действием естественного или искусственного отборов. Благодаря этому популяции самоопыляющихся

культур быстро освобождаются от летальных, полуметальных и вредных генов. Гены, обуславливающие повышение жизнеспособности и плодовитости, сохраняются в генофонде обновленной популяции.

Эволюционные процессы и характер наследования признаков у перекрестноопыляющихся растений происходят более сложно и подчиняются определенным закономерностям. При их изучении следует использовать **закон Харди – Вайнберга**, установленный Г. Харди и В. Вайнбергом в 1908 г. Этот закон определяет вероятность распределения гетерозигот и гомозигот в перекрестноопыляющихся популяциях и выражается в виде алгебраической формулы

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1 (100 \%),$$

где  $p^2$  – число гомозиготных доминантных особей, %;

$q^2$  – число гомозиготных рецессивных особей, %;

$2pq$  – число гетерозиготных особей.

По закону Харди – Вайнберга в свободно скрещивающейся популяции исходное соотношение в потомстве гомозигот (доминантных и рецессивных) остается постоянным (табл. 11).

Таблица 11. Частота гомозигот и гетерозигот в потомстве популяции перекрестноопыляющихся культур,  $\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$

Родители		Популяции гибридов F <sub>1</sub>						Гаметы популяции F, %							
♀	♂	Генотипы			Соотношение, %			AA		Aa		aa			
		AA	Aa	aa	AA	Aa	aa	Ⓐ	Ⓐ	Ⓐ	а	а	а		
AA	AA	AA	–	–	100	–	–	50	50	–	–	–	–		
AA	Aa	AA	Aa	–	50	50	–	25	25	25	25	–	–		
AA	aa	–	Aa	–	–	100	–	–	–	50	50	–	–		
Aa	AA	AA	Aa	–	50	50	–	25	25	25	25	–	–		
Aa	Aa	AA	Aa	aa	25	50	25	12,5	12,5	25	25	12,5	12,5		
Aa	aa	–	Aa	aa	–	50	50	–	–	25	25	25	25		
aa	AA	–	Aa	–	–	100	–	–	–	50	50	–	–		
aa	Aa	–	Aa	aa	–	50	50	–	–	25	25	25	25		
aa	aa	–	–	aa	–	–	100	–	–	–	–	50	50		
Всего		AA	Aa	aa	225	450	225	112,5 112,5 225		225 225 450		112,5 112,5 225			
Соотношение генотипов					1	2	1	1		2		1			
Соотношение типов гамет в популяции гибридов								1A (450)				1a (450)			

Следовательно, популяция, в которой аллельные гены  $A$  и  $a$  распределены в соотношении  $p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa$ , находится в состоянии генетического равновесия. Исходная отличительная частота аллелей будет сохраняться в последующих поколениях до тех пор, пока не появятся спонтанные мутации, гибриды и не станет действовать отбор.

Определенный теоретический и практический интерес представляет схема (рис. 85), которая убедительно показывает реальное проявление стабильности частоты и соотношения имеющихся генотипов популяции перекрестноопыляющихся видов растений.

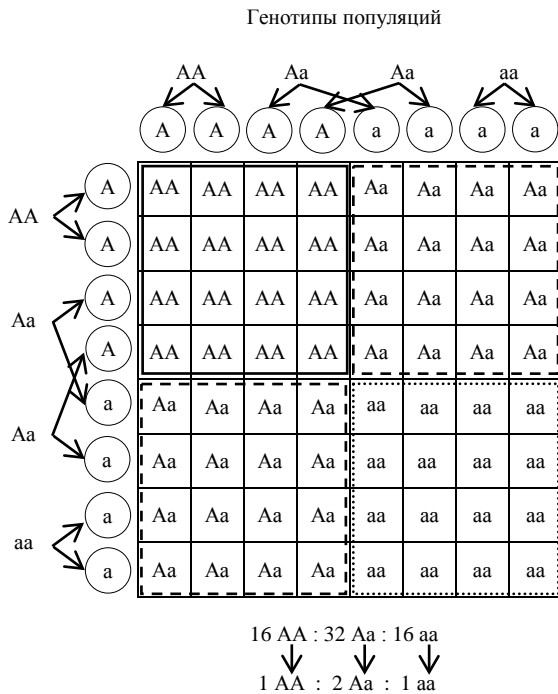


Рис. 85. Частота проявления гомозигот и гетерозигот в потомстве популяции перекрестников с генотипами  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$  (ориг.)

Имеющиеся генотипы популяции в процессе прохождения мейоза образуют два типа гамет с доминантными и рецессивными генами в одинаковом количестве, в соотношении 1:1. При выстраивании обра-

зующихся гамет по горизонтали и вертикали в решетке видно, что при слиянии соответствующих материнских и отцовских гамет сформируется по  $16/64$  частей гомозиготных генотипов с доминантными и рецессивными генами, половина зигот ( $32/64$ ) окажутся гетерозиготными, что соответствует закону Харди – Вайнберга и указывает на стабильность и генетическую уравновешенность изучаемой популяции.

## **12.2. Естественные и искусственные популяции как исходный материал для селекции**

Видовой полиморфизм полезных видов растений и внутривидовая популятивность различных биотипов являются одним из основных источников исходного материала для отбора лучших форм и создания наиболее ценных сортов, в определенной степени соответствующих условиям выращивания и потребностям производства.

Многовековая история возникновения и развития селекции уходит в глубокую древность, когда на заре цивилизации человек начал отбирать лучшие растения и выращивать их семена вблизи своих поселений для использования в пищу и удовлетворения других жизненных потребностей.

На протяжении этапов примитивной, народной и промышленной селекции осуществлено окультуривание растений, созданы местные сорта, сорта народной и промышленной селекции, плодами которых мы пользуемся до настоящего времени.

Разработка Ч. Дарвиным теории естественного и искусственного отбора, бурное развитие различных областей биологической науки, становление генетики – науки о наследственности и изменчивости – способствовали переходу селекции на этап научного развития. Законы генетики, разработанные Г. Менделем, о доминировании в первом поколении, расщеплении гибридов во втором и последующем поколениях, независимом расхождении наследственных факторов при делении клеток и теория чистых линий В. Иогансена позволили разработать методы успешного выделения из популяции наиболее ценных биотипов и создавать на их основе новые сорта культурных растений.

Проведение аналитической селекции базируется на использовании естественных популяций, обладающих видовым и внутривидовым разнообразием, возникающим в процессе размножения видов, разновидностей, сортов и образцов в определенных условиях произрастания; искусственных популяций, получаемых в результате применения различных методов создания нового исходного материала путем внутри-

видовой и отдаленной гибридизации, мутагенеза и полиплоидии, инбридинга (инцухта) и свободного опыления, соматической гибридизации, эмбриокультуры, культуры пыльников и других селекционных и биотехнологических методов.

На протяжении всех этапов развития селекции человек всегда начинал свою селекционную работу со сбора и анализа имеющихся сортов местных культурных и дикорастущих растений определенного вида. В результате всестороннего изучения он пришел к выводу, что для дальнейшего размножения необходимо отбирать лучшие экземпляры с целью закрепления в потомстве положительных признаков в популяции отобранных родоначальных растений с желаемыми свойствами.

В результате такой кропотливой многовековой работы культивируемые растения приобретали новые признаки, в большей степени соответствовали условиям определенных зон и удовлетворяли потребности человека в повышении количества и качества продукции.

Аналитическая селекция позволила создать такую ценную прядильную культуру, как лен-долгунец, сахароносную культуру – сахарную свеклу, превратила подсолнечник из цветочного растения в высокомасличную культуру, люпин из сидерального растения – в высокобелковую кормовую культуру, дикорастущие многолетние бобовые и злаковые травы – в число основных кормовых культур для получения высокоценных грубых травянистых кормов на сенокосах и пастбищах для скота.

Значимость применения простого отбора из имеющихся популяций можно рассмотреть на примере пшеницы, посевные площади которой в первые десятилетия XX в. были заняты такими известными местными сортами, как Крымка, Полтавка, Сандомирка, Банатка (мягкая озимая пшеница), Улька, Гирка (мягкая яровая пшеница), Кубанка, Черноуска, Турка, Арнаутка, Белотурка (твердая пшеница). Эти сорта, созданные в результате многолетнего отбора народными селекционерами, характеризовались приспособленностью к местным условиям, повышенной зимостойкостью и холодостойкостью, засухоустойчивостью, скороспелостью и другими хозяйственно полезными признаками.

Несмотря на достигнутые успехи в селекции, к середине прошлого столетия из 150 районированных сортов озимой пшеницы на территории бывшего Советского Союза 50 % приходилось на долю местных сортов или сортов, выведенных методами отбора непосредственно из популяций местных сортов. Из 122 районированных сортов яровой

мягкой пшеницы также 50 % были местными или выведенными из местных сортов. Классическим примером высокой эффективности использования внутрисортного отбора является создание знаменитого шедевра П. П. Лукьяненко – сорта озимой пшеницы Безостая 1 из сорта сложногогибридного происхождения Безостая 4. Выдающийся сорт озимой пшеницы Мироновская 808 создан В. Н. Ремесло методом отбора из ярового сорта Артемовка на фоне подзимнего посева.

Не менее значимые примеры использования аналитической селекции можно привести и по ячменю, овсу, ржи, клеверу, льну-долгунцу, сахарной свекле, подсолнечнику, люпину, плодовым, ягодным, овощным, цветочным, эфиромасличным, декоративным культурам и лекарственным растениям.

Результативность селекционной работы на современном этапе можно повысить при использовании новых популяций и популятивных сортов, при более тщательном применении достижений генетических исследований, знаний закономерностей проявления комбинационной изменчивости, происходящей в поколениях гибридов, мутантов и рекомбинантов.

Известно, например, что при скрещивании образцов пшеницы, отличающихся между собой по трем явно выраженным признакам: окраска колоса (красный – белый), остистость колоса (безостый – остистый) и опушенность колоса (опушенный – неопушенный), будем иметь дело с тригибридным скрещиванием. В первом поколении гибридные растения будут проявлять единообразие и относиться к разновидности пиротрикс с красным безостым опушенным колосом (AaBbCc). У этих тригетерозиготных гибридов по закону независимого расхождения гомологичных хромосом в мейозе образуется восемь ( $2^3$ ) типов гамет (ABC, ABc, AbC, aBC, Abc, aBc, abC, abc). Они, согласно теории вероятности, сливаются при оплодотворении во всех возможных сочетаниях и образуют 27 ( $3^3$ ) генотипов. В F<sub>2</sub> они будут составлять сложную гибридную популяцию, состоящую из генетически различных 8 фенотипов, относящихся в зависимости от сочетания признаков к разновидностям пиротрикс (П), мильтурум (М), барбаросса (Б), велютинум (В), ферругинеум (Ф), лютесценс (Л), гостианум (Г) и эритроспермум (Э) в соотношении 27 П : 9 М : 9 Б : 9 В : 9 Ф : 3 Л : 3 Г : 1 Э.

Во всех вышепипившихся разновидностях по  $1/64$  части от полученной популяции имеются гомозиготные формы, которые можно выделить уже в F<sub>3</sub> методом индивидуального отбора нерасщепляющихся, константных семей в селекционном питомнике 1-го года (СП-1). Следова-

тельно, при такой работе с гибридным материалом при тригибридном скрещивании можно получить в кратчайший срок 8 новых образцов для дальнейшей селекции. Если родительские формы будут отличаться по четырем признакам (тетрагибридное скрещивание), то из такой комбинации можно получить 16 ( $2^4$ ) новых форм и т. д., т. е. количество генотипов и фенотипов с добавлением отличительных признаков между родителями увеличивается в геометрической прогрессии. Образующаяся популяция становится весьма сложной и трудноанализируемой.

В связи с этим подбор пар для скрещивания необходимо проводить таким образом, чтобы характер доминирования и расщепления можно было без особых трудностей своевременно проанализировать и рассчитать получение константных форм в потомстве отобранных выщепившихся растений, обладающих комплексом желательных признаков и свойств.

Для повышения эффективности селекционной работы с гибридными популяциями в целях отбора нужного исходного материала необходимо знать генетику изучаемых признаков, источники их возникновения и закономерности наследования в поколениях при размножении. Особенности структуры популяции зависят от степени доминирования признаков, комплементарного, эпистатического, полимерного взаимодействия аллельных и неаллельных генов, явлений рекомбинации генов в процессе кроссинговера, проявления действия генов-модификаторов и других генетических ситуаций.

Работа с популяциями отдаленных гибридов является более сложной и трудной, так как при скрещивании вступают во взаимодействие геномы различных видов, хромосомы которых оказываются в одинарном наборе и непарном состоянии, что является причиной нарушения мейоза и бесплодия гибридов первого поколения. После устранения бесплодия путем возвратных скрещиваний или полиплоидии образуется разнообразная популяция, включающая плодовые, принципиально новые формы, совмещающие признаки обоих исходных видов.

При скрещивании мягкой пшеницы ( $2n = 42$ ) с твердой пшеницей ( $2n = 28$ ), например, в соматических клетках гибридов  $F_1$  будет по 35 хромосом ( $21 + 14$ ). При образовании половых клеток (гамет) в мейозе 14 хромосом одного вида могут конъюгировать с 14 хромосомами другого вида, образуя при этом 14 бивалентов, а 7 непарных хромосом остаются одиночными унивалентами. Бивалентные хромосомы в анафазе мейоза I расходятся в дочерние клетки по 14, а 7 унивалентных хромосом случайно распределяются между клетками в разных количествах. В результате этого образующиеся гаметы могут

иметь разное число хромосом – от 14 до 21. По этой причине большинство из них оказываются нежизнеспособными. Жизнеспособные гаметы при слиянии образуют гибриды в  $F_2$ , содержащие от 28 до 42 хромосом. Самыми плодовитыми будут те гибриды, у которых меньше выражена анеуплоидия. Наиболее жизнеспособными будут гибриды с 28 и 42 хромосомами, затем анеуплоидные гибриды с 27–29 и 41–43 хромосомами, т. е. моносомы ( $2n - 1 = 27$  или 41) и трисомы ( $2n + 1 = 29$  или 43). Число анеуплоидных растений в последующих поколениях будет быстро уменьшаться, а число растений с хромосомными наборами исходных видов будет возрастать. Сходство 42-хромосомных гибридов с мягкой пшеницей и 28-хромосомных с твердой не будет полным, так как во время конъюгации могут происходить рекомбинации целых хромосом и обмен их участками. В связи с этим 42-хромосомные гибриды, сходные с мягкой пшеницей, имеют отдельные признаки твердой, а 28-хромосомные обладают отдельными свойствами мягкой пшеницы.

Ниже приведены примеры плодотворной работы с отдаленными гибридами. Одним из таких примеров является работа А. П. Шехурдина в Саратове, который путем скрещивания своих первых ценных сортов Белотурка (твердая пшеница) и Полтавка (мягкая пшеница) получил межвидовые гибриды. Эти гибриды послужили исходным материалом для создания в процессе многолетней кропотливой работы замечательных сортов Сарроза (8 лет) и Сарруба (13 лет), отличавшихся высокой урожайностью, устойчивостью к засухе и осыпанию, отличными мукомольно-хлебопекарными качествами на уровне мировых стандартов.

Из популяции межвидовых гибридов, полученных при скрещивании сорта озимой мягкой пшеницы Одесская 3 с различными образцами яровой твердой пшеницы, академику Ф. Г. Кириченко удалось получить первые районированные сорта озимой твердой пшеницы Мичуринка, Новомичуринка, Одесская янтарная, Парус, Кристалл и др., которых в мире ранее не существовало.

Не менее сложные гибридные популяции создавались при скрещивании пшеницы с пыреем академиком Н. В. Цициным, из которых ему с сотрудниками удалось получить ценные пшенично-пырейные гибриды ППГ-186, ППГ-599, Грекум 114, отличавшиеся высокой выносливостью к условиям возделывания, урожайностью и отличными хлебопекарными качествами.

Более чем вековая история искусственного создания первой зерновой культуры тритикале путем скрещивания пшеницы с рожью пока-

зала сложность генетических процессов при работе с популяциями этих межродовых гибридов. Пришлось преодолеть бесплодие гибридов первого поколения, устранить целый ряд недостатков, в том числе явления череззерницы, морщинистости и щуплости зерновок.

Из 28-, 42-, 56-хромосомных анеуплоидных популяций отобранные константные семьи с 42-хромосомным уровнем оказались лучшими по жизнеспособности и другим полезным признакам. Первый районированный гексаплоидный сорт тритикале АД-206 был создан в Харькове А. Ф. Шулындиным (1970). Ему принадлежит честь разработки метода создания трехвидовых тритикале, сочетающих хромосомные наборы мягкой пшеницы (AB), твердой пшеницы (A'B') и ржи (RR), получаемые при скрещивании гексаплоидных тритикале с октаплоидными  $A'A'B'B'RR \times AABBDDRR \rightarrow AA'BB' \textcircled{D}RR \rightarrow AA'BB'RR$ .

В НПЦ Национальной академии наук Беларуси по земледелию под руководством академика С. И. Гриба созданы адаптированные для условий нашей страны высокоурожайные озимые сорта Михась, Дубрава, Мара, Кастусь, Антось, Импульс, Амулет, Эра и др., способные обеспечивать урожайность до 80–100 ц/га. Многие сорта этой культуры представляют популяции, что позволило К. В. Каляде в Гродненском ГАУ получить сорт Жицень из сорта Михась. Из польского сорта Вольгарио Г. И. Таранухо создал несколько ценных сортообразцов, среди которых БГСХА 128 отличается короткостебельностью (80–90 см), выравненностью стеблестоя, устойчивостью к полеганию, хорошей озерненностью и высокой урожайностью (75–121 ц/га).

Под действием радиоактивных излучений и химических мутагенов в живых организмах возникают наследственные изменения (мутации) различных признаков и свойств, под действием которых происходит формирование популяций. Мутации в большинстве случаев носят рецессивный характер и в первом поколении не проявляются. Поэтому выявление мутационного процесса и возникших мутаций начинать следует со второго поколения ( $M_2$ ), когда рецессивные гены окажутся в гомозиготном состоянии и признаки, от них зависящие, будут проявляться фенотипически. Несмотря на то, что из возникающих мутаций на долю положительных наследственных изменений приходится тысячные доли, мутагенез имеет большое значение, так как среди мутантов можно найти ценные экземпляры по высоте растений, плотности колоса, устойчивости к болезням, повышенному содержанию белка, аминокислот, скороспелости и другим признакам и свойствам. Благодаря этому из искусственных и естественных мутантных популяций в разных странах были отобраны доноры короткостебельности пшеницы

Норин 10, Санора 50, Том Пус, Том Самб и др., позволившие совершить зеленую революцию путем создания на их основе сортов с оптимальной высотой стеблестоя (90–110 см), способных формировать урожайность на уровне 80–100 ц/га и более без полегания. Примерами могут служить также созданные на основе мутантов сорта ярового ячменя Диамант (Чехия), Факел (Россия), Минский (Беларусь), Паллас, Мари (Швеция); урожайные, раннеспелые и устойчивые к грибным заболеваниям, в том числе к антракнозу, сорта фасоли Санилакс, Синуэй, Трэйтиот (США); сорт белого люпина Сож (Беларусь); сорт сои Магева (Россия); голозерный сорт ячменя Белорусский 76 и др.

Генетический анализ при изучении наследования признаков у полиплоидов представляет значительные трудности за счет усложнения удвоенного количества хромосом в генотипе тетраплоидных форм по сравнению с исходными диплоидными. Закономерности характера расщепления тетраплоидов принципиально отличаются от таковых у диплоидов. При сравнении результатов проявления комбинационной изменчивости в поколениях гибридов моно-, ди- и тригибридных скрещиваний легко обнаруживается сложность этого явления у тетраплоидов.

Во втором поколении при моногибридном скрещивании у диплоидов, например, расщепление происходит на доминантные и рецессивные фенотипы в соотношении 3:1, а у тетраплоидов – 35:1. При дигибридном скрещивании соотношение между выщепившимися фенотипами составляет 9:3:3:1, а у тетраплоидов оно выражается цифрами 1225:35:35:1. В популяциях гибридов тригибридного скрещивания эти цифры соответствуют более высоким показателям у диплоидов (27:9:9:9:3:3:3:1) и тетраплоидов (42875:1225:1225:1225:35:35:35:1). Еще большую сложность представляет расщепление полиплоидов по генотипу. Так, у диплоидов в  $F_2$  происходит расщепление по генотипу в соотношении 1 AA : 2 Aa : 1 aa, а у тетраплоидов выщепляются растения пяти групп с генотипами AAAA, AAAa, AAaa, Aaaa, aaaa в более сложном соотношении 1:8:18:8:1 (табл. 12).

Выделение гомозиготных по доминантным аллелям форм (AAAA) у тетраплоидов связано с большими трудностями. В потомстве растений с генотипом AAaa одна лишь выбраковка форм с двумя (AAaa) и тремя (Aaaa) рецессивными генами требует анализа в  $F_3$  31500 растений, а в четвертом поколении – в пять раз больше. Поэтому, проведя такой анализ, можно убедиться, что для достижения поставленной цели по выделению из полученной популяции гомозиготных образцов с генотипом AAAA потребуется много дополнительного труда и времени.

Таблица 12. Особенности характера наследования признаков в популяциях гибридов, полученных при скрещивании тетраплоидов  $aaaa \times AAAA \rightarrow AAaa$

Гибриды F <sub>2</sub>		Генотипы гибридов F <sub>3</sub>					
Генотипы	Соотношение	AAAA	AAAa	AAaa	Aaaa	aaaa	всего
AAAA	1	36	–	–	–	–	36
AAAa	8	9	18	9	–	–	36
AAaa	18	1	8	18	8	1	36
Aaaa	8	–	–	9	18	9	36
aaaa	1	–	–	–	–	36	36
Итого	35:1	46	26	36	26	46	180
%	97,2:2,8	25	15	20	15	25	100

1
2
1

В третьем поколении из 180 потомств на долю гомозиготных особей по доминантным (AAAA) и по рецессивным (aaaa) генам приходится примерно по 25 %, а на долю гетерозиготных (AAAa, AAaa, Aaaa) приходятся остальные 50 % в соотношении 1:2:1. Следовательно, при работе с самоопыляющимися культурами метод индивидуального отбора может оказаться результативным, а у перекрестников он малоперспективен.

Для ускорения селекционного процесса и повышения его эффективности целесообразно подбирать для полиплоидизации лучшие диплоидные гомозиготные сорта, линии или гетерозисные гибриды, родители которых имели малоотличимые морфологические признаки. В этом случае популятивность по морфологическим признакам не будет иметь существенного значения, а гетерозис гибридов сохраняется более длительное время, особенно у перекрестноопыляющихся культур (свекла, рожь, клевер).

У свеклы используется одно поколение триплоидных гибридов ( $3n = 27$ ), получаемых при скрещивании диплоидов ( $2n = 18$ ) с тетраплоидами ( $4n = 36$ ). Эти гибриды являются классическими примерами сочетания полиплоидии и гетерозиса по урожайности корнеплодов и содержанию сахара в них ( $2n \times 4n \rightarrow 3n$ ).

Триплоидный арбуз также является убедительным примером сочетания положительных свойств сахаристости и урожайности, которые проявляются при подборе определенных форм диплоидов и тетраплоидов для скрещивания. Стерильность триплоидов, кроме этого, обеспечивает получение более ценной продукции в виде бессемянных плодов. Для широкого производственного получения бессемянных плодов

арбуза разработан метод использования генетических маркеров. Так, например, если в качестве материнского компонента использовать тетраплоидные линии со светло-зеленой полосатой окраской плодов (генотип  $g^s g^s g^s g^s$ ), а в качестве отцовского – диплоидную линию со сплошной зеленой окраской плодов (генотип GG), то при свободном опылении на поле будут завязываться тетраплоидные семена (генотип  $g^s g^s g^s g^s$ ), диплоидные (GG) и триплоидные ( $Gg^s g^s$ ). Семена тетраплоидных и диплоидных растений можно использовать для последующих скрещиваний. Триплоидные растения образуют бессемянные плоды зеленой окраски с темно-зелеными полосами. Такие плоды при соответствующем подборе пар для скрещивания могут удачно совмещать бессемянность с гетерозисом по урожайности и содержанию сахара.

На современном этапе развития селекции сельскохозяйственных растений актуальным и перспективным направлением является создание многолинейных популятивных сортов, которые отличаются комплексной устойчивостью к различным расам одной и той же болезни, что в значительной степени увеличивает длительность устойчивости таких сортов в условиях сильной эпифитотии. Для того чтобы многолинейный сорт был морфологически выравненным, осуществляется серия насыщающих скрещиваний нескольких линий, отличающихся между собой по устойчивости к различным расам паразита. Для выравнивания таких линий по морфологическим и хозяйственно полезным признакам их скрещивают несколько раз с одним и тем же ценным высокопродуктивным сортом, который планируется улучшить по устойчивости к нескольким расам определенной болезни.

При создании такого многолинейного сорта можно использовать лучший сорт, основным недостатком которого является, например, его устойчивость только к одной расе паразита. Если его генотип обозначить AR, а генотипы устойчивости к другим расам этого заболевания – BR<sub>2</sub>, CR<sub>3</sub>, DR<sub>4</sub>, ER<sub>5</sub>, FR<sub>6</sub>, то в результате нескольких насыщающих скрещиваний (беккроссов) исходного сорта с имеющимися источниками генов устойчивости и тщательного отбора можно получить морфологически схожие линии, отличающиеся только по R-гену. Объединением таких линий в одну популяцию создается многолинейный сорт с системой генотипов AR<sub>1</sub> + AR<sub>2</sub> + AR<sub>3</sub> + AR<sub>4</sub> + AR<sub>5</sub> + AR<sub>6</sub>.

Вероятность попадания первых спор агрессивных рас возбудителя на восприимчивые растения и дальнейшего распространения болезни в посевах многолинейного сорта-популяции окажется ограниченной в значительной степени. На следующий год с отличающимися метеорологическими условиями будет создаваться аналогичная ситуация с

другими расами возбудителя болезни. Благодаря этому многолинейные сорта всегда будут отличаться более высокой экологической стабильностью во времени и пространстве.

Примеры использования знаний о закономерностях проявления процессов популятивности в естественных и искусственных фитоценозах можно привести на многочисленных семействах, родах и видах зерновых, зернобобовых, масличных, прядильных, крахмалосных, плодовых, ягодных, овощных, лекарственных, цветочных, декоративных и других полезных растений.

Таким образом, учение о популяциях лежит в основе эволюции и селекции, в основе различных методов создания нового исходного материала для видообразования в природе и выведения сортов, гибридов и клонов в творческой деятельности человека. Генетика популяций способствует разработке новых и совершенствованию существующих методов создания, оценки и отбора наиболее ценных, адаптированных, высокопродуктивных, полезных по необходимым биологическим свойствам и потребительским признакам культивируемых растений в зависимости от направлений селекции.

### **12.3. Онтогенез растений и методы управления индивидуальным развитием**

**Онтогенез** (от греч. *ontos* – существо, *genesis* – происхождение) – это индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

Онтогенез осуществляется на основе генотипа в определенных условиях внешней среды.

Сигналом для начала деления воспроизводящей клетки и начала развития нового организма служит проникновение в яйцеклетку спермия или действие какого-либо внешнего фактора.

Развитие любого организма можно разделить на четыре последовательных периода: эмбриональный, ювенильный, зрелости и старости.

У семенных растений *эмбриональный период* начинается с момента оплодотворения яйцеклетки и длится до начала прорастания зародыша семени.

*Ювенильный период* начинается от прорастания зародыша семени до появления на растении первых зачатков цветков. В это время про-

исходит формирование вегетативных органов растений (листьев, стеблей и корней) и появляются морфологические признаки, свойственные формам предков.

*Период зрелости* характеризуется завершением формирования генеративных органов и появлением новых зародышей. *Период размножения* начинается с возникновения зародыша и длится до полного созревания плодов и семян.

*Период старости* протекает от полного прекращения плодоношения до отмирания растения.

Таким образом, жизненный цикл покрытосеменного растения осуществляется в процессе формирования и развития органов, т. е. **органогенеза**, когда последовательно реализуется наследственная информация, запрограммированная в генотипе растения.

У растений по классификации Ф. М. Куперман выделено 12 этапов органогенеза:

I–II – дифференциация вегетативных органов;

III–IV – дифференциация зачатков, соцветий;

V–VIII – формирование цветков;

IX – оплодотворение и образование зиготы;

X–XII – рост и формирование семени.

По международной классификации органогенез подразделяется на 99 более тонких фаз развития.

Процесс закладки, роста и развития органов растения называют **морфогенезом**.

По продолжительности онтогенеза все высшие растения подразделяются на однолетние, двулетние и многолетние.

У *однолетних* растений вегетативный период заканчивается в течение 1 года. В свою очередь, они делятся на эфемеры, яровые и озимые. Эфемеры проходят полный цикл развития за 3–6 недель. Яровые растения вегетативный период начинают весной и заканчивают летом или осенью. Озимые растения начинают вегетировать осенью и заканчивают вегетацию на следующий год после зимовки.

*Двулетние* растения в 1-й год формируют вегетативные органы, осуществляется их ветвление, кущение, образуются зачатки генеративных органов, а на 2-й год происходит цветение и плодоношение (свекла, морковь, капуста, турнепс).

Жизненный цикл у *многолетников* продолжается 3–10 лет и более. Они подразделяются на травянистые, кустарники, деревья.

Однолетние и двулетние растения по плодоношению являются *монокарпическими*, плодоносящими 1 раз в жизни. Монокарпические одно-

летники подразделяются на скороспелые, среднеспелые и позднеспелые.

*Поликарпическими* растениями (плодоносящими многократно) являются многолетники, которые образуют генеративные органы и дают семена несколько лет на протяжении всей своей жизни, начиная с определенного возраста. Например, тимофеевка начинает давать семена в первый год жизни, овсяница луговая – на второй год; яблоня, груша образуют плоды на 3–5-й год; дуб – через 10 лет и более.

**Управление онтогенезом** можно осуществлять на различных этапах развития растений. Теоретической основой его является знание влияния внешних и внутренних факторов на рост и развитие. В зависимости от поставленной задачи применяются различные способы регулирования, среди которых можно назвать следующие.

1. Хирургический способ:

- обрезка деревьев;
- световое прореживание кроны;
- пасынкование (применяется у томатов, табака);
- прищипывание верхушки корней и стеблей;
- прививки;
- удаление больных, старых листьев и слаборазвитых боковых побегов.

2. Химический способ:

- микро- и макроудобрения, биостимуляторы, фитогормоны;
- десиканты (химические вещества, используемые для подсушивания сочных стеблей);
- дефолианты (химические вещества, вызывающие предуборочное опадение листьев);
- ретарданты (вещества, ингибирующие линейный рост стебля).

3. Агротехнический способ, т. е. строгое соблюдение всех приемов агротехники с целью улучшения использования растениями экологических факторов для реализации генетической программы продуктивности:

- сроки сева;
- глубина заделки семян;
- норма высева;
- способ посева;
- подкормка, прополка, орошение, освещение и т. п.

4. Селекционный способ, т. е. выведение сортов и гибридов для определенных целей (сорта с детерминантным типом роста, короткостебельные, пластичные, на качество продукции, продолжительность

вегетационного периода) путем гибридизации, мутагенеза, полиплоидии и других методов.

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Определение популяции и ее отличие от вида растений.
2. Генетические процессы в популяциях самоопылителей.
3. Генетические процессы в популяциях перекрестников.
4. Закон Харди – Вайнберга, определяющий вероятность распределения гетерозигот и гомозигот в перекрестноопыляющихся популяциях.
5. Природные популяции как материал для естественного отбора.
6. Использование естественных популяций для искусственного отбора.
7. Искусственные популяции и методы их создания.
8. Особенности селекционной работы с популяциями самоопылителей и перекрестников.
9. Особенности характера наследования признаков в популяциях гибридов, полученных при скрещивании тетраплоидов.
10. Онтогенез растений и методы управления их индивидуальным развитием.

## КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Автополиплоид** – организм, возникший в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом.

**Аллельные гены (аллели)** – гены одной пары признаков, находящиеся в одинаковых точках гомологичных хромосом.

**Аллополиплоид** – полиплоидный организм, развивающийся в результате объединения наборов хромосом различных форм.

**Амфидиплоид** – полиплоидный организм, возникший в результате удвоения хромосомных наборов двух разных видов или родов.

**Анафаза** – стадия митоза и мейоза, следующая за метафазой, во время которой дочерние хромосомы отходят по направлению к разным полюсам клетки.

**Анеуплоид (гетероплоид)** – растение, имеющее уменьшенное или увеличенное число хромосом одной или нескольких гомологических пар.

**Антимутаген** – вещество, предупреждающее или снимающее действие мутагенов.

**Апомиксис** – развитие организма без слияния половых клеток: из неоплодотворенной яйцеклетки (партеногенез), из вегетативной клетки зародышевого мешка (апогамия) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (апоспория).

**Аутбридинг** – скрещивание между неродственными особями.

**Аutosомы** – обычные, не половые хромосомы.

**Бактериальная трансформация** – перенос с помощью ДНК наследственных признаков от одного штамма бактерий к другому.

**Бивалент** – две гомологичные хромосомы, конъюгирующие между собой в мейозе.

**Вегетативное размножение** – размножение растений вегетативными органами: кусочками стебля, листа, луковичками, клубнями, корневищами и т. д.

**Вид** – репродуктивно изолированная совокупность скрещивающихся популяций.

**Возвратные скрещивания (беккроссы)** – скрещивания, при которых гибрид повторно (однократно или многократно) скрещивается с одной из родительских форм.

**Восстановители фертильности** – формы, восстанавливающие при скрещивании плодовитость линий и сортов, обладающих ЦМС.

**Гаметы** – зрелые мужские и женские половые клетки, содержащие гаплоидное (половинное) число хромосом по сравнению с остальными клетками тела.

**Гаплоид** – организм, в клетках которого содержится в 2 раза меньше хромосом, чем у исходных форм.

**Ген** – основной материальный элемент наследственности, участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосом. Контролирует определенную степень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков.

**Генетика** – наука о наследственности и изменчивости организмов.

**Генетический анализ** – основной метод изучения характера действия и числа генов, определяющих наследование данного признака. Включает гибридологический, мутационный и популяционный методы.

**Генетический (наследственный) код** – последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая расположение аминокислот в синтезируемом белке.

**Геном** – основной гаплоидный набор хромосом; совокупность качественно различных хромосом, содержащая полный одинарный набор хромосом.

**Генотип** – совокупность всех генов, определяющих развитие признаков и свойств растений.

**Генотипическая изменчивость** – изменчивость генотипа, наследственной информации организма.

**Генофонд** – совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

**Гетерозиготный организм** – особь, содержащая в клетках тела разные гены данной аллельной пары (Aa). При размножении такой особи происходит расщепление признаков.

**Гетерозис** – увеличение мощности, повышение жизнеспособности, возрастание продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

**Гибрид** – организм, сочетающий в себе признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

**Гибридизация** – процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

**Гомозиготный организм** – особь, содержащая в клетках тела одинаковые гены данной аллельной пары (AA, aa). При размножении такой особи расщепления по признакам, контролируемым этими генами, быть не может.

**Гомологические хромосомы** – парные, подобные по форме и размеру хромосомы, нормально конъюгирующие между собой в мейозе.

**Группа сцепления** – совокупность всех генов, локализованных в данной хромосоме, благодаря чему они наследуются совместно.

**Двойные межлинейные гибриды** – гибриды, полученные от скрещивания двух межлинейных гибридов.

**Делеция (нехватка)** – выпадение участка хромосомы, содержащего один или несколько генов.

**Диаллельные скрещивания** – скрещивания, применяемые для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий. При этом каждая линия скрещивается со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций.

**Дигибридное скрещивание** – скрещивание при различии родительских особей по двум парам аллелей.

**ДНК** – дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль. В состав отдельных нуклеотидов ДНК входят азотистые основания, сахар (дезоксирибоза) и остаток фосфорной кислоты.

**Доминантный ген** – один из пары аллельных генов, подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) гена.

**Доминирование** – подавление у гибридных организмов одних признаков другими. Может быть полным, когда гетерозигота Аа фенотипически не отличается от гомозиготы АА, и неполным, когда доминантный ген не полностью подавляет проявление своего рецессивного аллеля.

**Дупликация** – удвоение какого-либо участка хромосомы.

**Закрепители стерильности** – самоопыленные линии, которые при скрещивании с формами, обладающими ЦМС, не восстанавливают их фертильность.

**Зигота** – оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма; имеет диплоидное число хромосом.

**Изменчивость** – процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав) и их функций. Может быть наследственной и модификационной.

**Инбредная линия (инцухт-линия)** – потомство одного перекрестно-опыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.

**Инбредный минимум (инцухт-минимум)** – состояние инбредного потомства, когда депрессия достигла наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих поколениях не происходит, а потомство становится однородным.

**Инбридинг (инцухт)** – принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получают инбредные линии, называемые также самоопыленными линиями.

**Инверсия** – хромосомная мутация, возникающая в результате двух разрывов и поворота участка хромосомы на 180°.

**Информационная РНК (и-РНК)** – РНК, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам. Состав оснований в молекуле и-РНК аналогичен ДНК, только вместо тимина содержится урацил. На и-РНК, как на матрице, происходит синтез белка из аминокислот.

**Кариотип** – совокупность хромосом организма, характеризующаяся их числом, величиной, формой.

**Кастрация цветков** – предшествующий опылению прием удаления незрелых пыльников в цветках материнских форм.

**Кодон** – единица наследственной информации, состоящая из трех расположенных в определенной последовательности азотистых оснований и контролирующая положение конкретной аминокислоты в полипептидной цепи.

**Комбинационная изменчивость** – наследственная изменчивость, возникающая в результате сочетания и взаимодействия генов при скрещивании.

**Константные формы** – устойчивые, нерасщепляющиеся в дальнейших поколениях формы гибридов.

**Конъюгация хромосом** – сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен обмен отдельными участками.

**Кроссинговер** – перекрест хромосом, в результате которого между ними может происходить обмен гомологичными (одинаковыми) участками.

**Летальный ген** – ген, вызывающий в гомозиготном состоянии гибель организма.

**Локус хромосомы** – участок хромосомы, в котором локализован ген.

**Межлинейные гибриды** – гибриды, получающиеся от скрещивания двух самоопыленных линий.

**Мейоз** – особый тип клеточного деления, происходящего при развитии половых клеток или спор, приводящего к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое. В процессе мейоза происходит два последовательных деления ядра, а удваиваются хромосомы только один раз. В мейозе конъюгируют гомологичные хромосомы.

**Метафаза** – вторая фаза митоза или мейоза, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя ядерную пластинку.

**Митоз** – деление клетки, в результате которого сначала происходит удвоение хромосом, а затем равномерное их распределение между двумя вновь возникающими клетками.

**Модификация** – различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

**Моногибридное скрещивание** – скрещивание организмов, различающихся по одной паре аллелей.

**Мутагенез** – процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием естественных и искусственных факторов.

**Мутагены** – факторы, вызывающие мутации. Подразделяются на физические, химические и биологические.

**Мутационная изменчивость** – структурные изменения генов и хромосом, ведущие к возникновению новых наследственных признаков и свойств организма.

**Мутация** – новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

**Наследование** – процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов к другому.

**Наследственность** – процесс воспроизведения организмами в ряду последовательных поколений сходного типа обмена веществ, признаков и свойств.

**Наследуемость** – доля генотипически обусловленной изменчивости (генетический компонент) в общей фенотипической изменчивости организмов.

**Насыщающие скрещивания** – многократное скрещивание гибридов в какой-либо комбинации с отцовской исходной формой. При этом происходит насыщение материнской формы ядерным материалом отцовской формы.

**Норма реакции** – способность реагирования организма на изменение окружающих условий. Определяется генотипом и проявляется в форме модификаций.

**Нуклеиновые кислоты** – высокомолекулярные вещества, биополимеры, хранящие и передающие у всех организмов наследственную информацию и состоящие из нуклеотидов.

**Нуклеотид** – сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара (рибозы или дезоксирибозы) и остатка фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав молекул РНК и ДНК.

**Общая комбинационная способность** – средняя ценность самоопыленных линий в гибридных комбинациях. Определяется в результате скрещивания линий с каким-либо сортом или гибридом (тестером).

**Онтогенез** – индивидуальное развитие организма от оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

**Отдаленная гибридизация** – скрещивание организмов, относящихся к разным видам или родам.

**Панмиксия** – свободное, основанное на случайности скрещивание особей в пределах популяции.

**Партеногенез** – развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

**Полипloidия** – наследственные изменения, связанные с увеличением числа хромосом.

**Половые хромосомы** – хромосомы, различающиеся по структуре и функциям у разных полов и определяющие развитие пола.

**Популяция** – совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей.

**Прокариоты** – организмы, у которых генетический материал представлен молекулой ДНК, прямо включенной в цитоплазму.

**Простые (парные) скрещивания** – однократные скрещивания между двумя родительскими формами.

**Профаза** – первая стадия митоза (мейоза), во время которой хромосомы благодаря спирализации становятся видимыми (происходит конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между ними).

**Расщепление** – появление разнообразных форм в гибридных поколениях в результате рекомбинации аллельных и неаллельных генов в процессе мейоза.

**Рекомбинация** – перегруппировка родительских генов при мейозе в результате кроссинговера.

**Репарация** – самовосстановление первичной структуры ДНК, следующее после нарушения ее физическими или химическими мутагенами.

**Репликация ДНК** – удвоение молекулы ДНК. Двойная цепь ее сначала разделяется на две, и на каждой из них достраиваются новые комплементарные дочерние цепи нуклеотидов под действием фермента ДНК-полимеразы.

**Рецессивный признак** – признак, подавляемый в гибридном организме действием доминантного гена той же аллельной пары.

**Реципрокные (взаимные) скрещивания** – скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнской, а в другом – в качестве отцовской формы.

**РНК** – рибонуклеиновая кислота, биологический полимер, участвующий в биосинтезе белка. Состоит из нуклеотидов, соединенных в виде спиралевидной цепочки.

**Сверхдоминирование** – большая мощность и жизнеспособность гетерозиготы по сравнению с обеими гомозиготами по данной паре аллелей.

**Специфическая комбинационная изменчивость** – повышенная ценность самоопыленной линии в какой-либо конкретной комбинации. Определяется путем скрещивания многих линий между собой.

**Стерильные аналоги** – самоопыленные линии или сорта, сходные по всем признакам с исходными, но обладающие ЦМС. Создаются путем насыщающих скрещиваний.

**Супермутагены** – сверхмутагены, химические мутагенные вещества, вызывающие наибольшее число мутаций.

**Сцепление** – совместная передача потомству генов в тех же комбинациях, в каких они были у родительских форм. Связана с локализацией генов в одной хромосоме (группе сцепления).

**Телофаза** – четвертая, последняя стадия митоза или мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом и образование дочерних ядер.

**Тестер** – сорт или гибрид, который в качестве отцовской формы используется для определения общей комбинационной способности самоопыленных линий.

**Топкросс** – метод определения общей комбинационной способности самоопыленных линий путем скрещивания их с тестером.

**Трансдукция** – перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую, осуществляемый ДНК фагов.

**Транскрипция** – перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на и-РНК.

**Транслокация** – один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

**Трансляция** – перевод информации о нуклеотидном строении и-РНК на аминокислотное строение белка. В этом процессе матрицей для биосинтеза белка служит и-РНК.

**Транспортная РНК (т-РНК)** – один из видов РНК, играющий роль переносчика аминокислот к рибосомам, где они связываются в полипептидную цепь.

**Трехлинейные гибриды** – гибриды, получающиеся от скрещивания простого межлинейного гибрида с самоопыленной линией.

**Триплет** – структурный элемент гена, состоящий из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований и кодирующий одну аминокислоту.

**Униваленты** – единичные, неконъюгирующие хромосомы в первом делении мейоза. Распределяются к полюсам клетки в анафазе мейоза случайно.

**Фенокопия** – модификация фенотипа, напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией.

**Фенотип** – совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

**Фенотипическая изменчивость** – ненаследственные изменения степени проявления признака под влиянием внешних условий среды.

**Хроматида** – одна из двух продольных нитей, входящих в состав хромосомы. Хроматиды хорошо видны во время профазы и метафазы, а в стадии анафазы они уже становятся самостоятельными хромосомами.

**Хромосомные aberrации** – различные изменения структуры хромосом (нехватки, транслокации, инверсии, дупликации).

**Хромосомный набор** – совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Известны два типа хромосомных наборов: гаплоидный – в зрелых половых клетках ( $n$ ) и диплоидный – в соматических клетках ( $2n$ ).

**Хромосомы** – окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоящие из ДНК и белков. Являются основными носителями наследственной информации организма.

**ЦМС** – цитоплазматическая мужская стерильность, наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии.

**Чистая линия** – потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

**Эукариоты** – организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы. Для эукариотов характерен митоз и мейоз.

**X-хромосома** – парная половая хромосома в клетках особей гомогаметного пола (XX).

**Y-хромосома** – непарная половая хромосома в клетках особей гетерогаметного пола (XY).

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абрамова, З. В. Генетика. Программированное обучение / З. В. Абрамова. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 287 с.
2. Витко, Г. И. Генетика: учеб.-метод. комплекс для спец. 1-74 02 02 Селекция и семеноводство / Г. И. Витко, Е. В. Равков. – Горки, 2016. – 537 с.
3. Витко, Г. И. Генетика: учеб.-метод. комплекс для спец. 1-74 02 04 Плодоовощеводство / Г. И. Витко, Е. В. Равков. – Горки, 2016. – 356 с.
4. Витко, Г. И. Генетика: учеб.-метод. комплекс для спец. 1-74 02 01 Агрономия / Г. И. Витко, Е. В. Равков. – Горки, 2017. – 434 с.
5. Генетика / А. А. Жученко [и др.]. – Москва: Колос, 2003. – 480 с.
6. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: учеб.-метод. комплекс для спец. 1-74 02 03 Защита растений и карантин, 1-74 02 05 Агрохимия и почвоведение / Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2013. – 408 с.
7. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: учеб.-метод. комплекс для спец. 1-33 01 06 Экология сельского хозяйства / Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2014. – 390 с.
8. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: курс лекций / Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2015. – 210 с.
9. Генетика и селекция сельскохозяйственных культур: лаб. практикум: в 2 ч. / Г. И. Витко [и др.]. – Горки, 2015. – Ч. 1: Генетика. – 244 с.
10. Гершензон, С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон. – Киев: Наук. думка, 1983. – 460 с.
11. Гуляев, Г. В. Генетика / Г. В. Гуляев. – Москва: Колос, 1984. – 351 с.
12. Дубинин, Н. П. Генетика популяций и селекция / Н. П. Дубинин, Я. Л. Глембоцкий. – Москва: Наука, 1967. – 591 с.
13. Пухальский, В. А. Введение в генетику / В. А. Пухальский. – Москва: Колос, 2007. – 224 с.
14. Таранухо, Г. И. Частная селекция и генетика люпина: лекция / Г. И. Таранухо. – Горки, 1979. – 24 с.
15. Таранухо, Г. И. Селекция тритикале: лекция / Г. И. Таранухо. – Горки, 1988. – 24 с.
16. Таранухо, Г. И. Селекция гречихи: лекция / Г. И. Таранухо. – Горки, 1990. – 28 с.
17. Таранухо, Г. И. Люпин: биология, селекция и технология возделывания: учеб. пособие / Г. И. Таранухо. – Горки, 2001. – 112 с.
18. Таранухо, Г. И. Прикладное значение фундаментальных исследований в селекции и семеноводстве / Г. И. Таранухо // Известия НАН Беларуси. Сер. аграр. наук. – 2008. – № 4. – С. 58–63.
19. Таранухо, Г. И. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур: учебник / Г. И. Таранухо. – Минск: ИВЦ Минфина, 2009. – 420 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
1. ГЕНЕТИКА КАК НАУКА, ЕЕ ОБЪЕКТЫ, ЦЕЛИ, ЗАДАЧИ, МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ .....	5
1.1. Краткая история становления и развития генетики .....	5
1.2. Наследственность и изменчивость, формы их проявления .....	9
1.3. Особенности передачи наследственной информации и ее механизмы при бесполом и половом размножении .....	10
2. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ .....	13
2.1. Клеточные и неклеточные формы организации живого .....	13
2.2. Строение растительных клеток и функции органоидов цитоплазмы .....	14
2.3. Роль ядра в сохранении и передаче наследственной информации .....	20
2.4. Хромосомы как материальная основа наследственности. Кариотип .....	22
2.5. Типы деления соматических и половых клеток .....	26
2.6. Спорогенез и гаметогенез у растений .....	35
2.7. Оплодотворение у растений и формирование семян .....	38
3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ .....	45
3.1. Исследования Г. Менделя. Метод гибридологического анализа .....	45
3.2. Моногибридное скрещивание. Закон единообразия гибридов первого поколения и закон расщепления .....	47
3.3. Реципрокные, возвратные и анализирующие скрещивания .....	50
3.4. Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков .....	52
3.5. Полигибридное скрещивание .....	55
3.6. Краткое изложение сути гипотез Г. Менделя .....	57
3.7. Условия проявления законов генетики .....	57
4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ .....	59
4.1. Взаимодействие аллельных и неаллельных генов .....	59
4.2. Комплементарное взаимодействие генов .....	60
4.3. Эпистатическое взаимодействие генов .....	65
4.4. Полимерное взаимодействие генов .....	67
4.5. Модифицирующее действие генов .....	73
5. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ .....	75
5.1. Создание и основные положения хромосомной теории наследственности .....	75
5.2. Характер наследования признаков при независимом и сцепленном наследовании .....	76
5.3. Полное и неполное сцепление генов .....	78
5.4. Кроссинговер. Генетические карты хромосом .....	83
5.5. Хромосомное определение пола. Наследование пола .....	87
5.6. Наследование признаков, сцепленных с полом, ограниченных полом и зависимых от пола .....	89
6. НЕХРОМОСОМНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ .....	93
6.1. Понятие о нехромосомной наследственности .....	93
6.2. Особенности проявления пластидной наследственности .....	94
6.3. Особенности проявления митохондриальной наследственности .....	95
6.4. Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) и ее использование при получении гибридных семян .....	96
7. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ .....	99
7.1. Доказательства роли нуклеиновых кислот в наследственности .....	99

7.2. Характеристика нуклеиновых кислот .....	101
7.3. Репликация ДНК .....	104
7.4. Синтез белка в клетке. Процессы транскрипции и трансляции .....	105
7.5. Ген. Генетический код и его свойства .....	109
7.6. Регуляция синтеза белка .....	111
<b>8. ИЗМЕНЧИВОСТЬ .....</b>	<b>113</b>
8.1. Понятие об изменчивости. Типы изменчивости .....	113
8.2. Модификационная изменчивость .....	114
8.3. Мутационная изменчивость. Понятие о мутациях .....	116
8.4. Естественный мутагенез .....	118
8.5. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости .....	119
8.6. Индуцированный мутагенез. Мутагены, антимутагены и радиопротекторы ....	121
8.7. Классификация мутаций .....	123
8.7.1. Генные мутации .....	124
8.7.2. Хромосомные мутации .....	125
8.7.3. Геномные мутации .....	127
8.7.4. Мутации тканевого, организменного и популяционного уровней .....	132
8.8. Ремонтные системы клетки .....	133
<b>9. ПОЛИПЛОИДИЯ .....</b>	<b>135</b>
9.1. Классификация полиплоидов .....	135
9.2. Автополиплоидия. Причины возникновения в природе и методы получения в эксперименте .....	137
9.3. Аллополиплоидия. Амфидиплоиды и способы их получения .....	138
9.4. Анеуплоидия. Причины возникновения и способы использования .....	142
<b>10. ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ .....</b>	<b>144</b>
10.1. Понятие об отдаленной гибридизации .....	144
10.2. Нескрещиваемость видов и бесплодие отдаленных гибридов. Причины и методы преодоления .....	145
10.3. Характер наследования признаков и особенности формообразования у отдаленных гибридов .....	149
10.4. Значение отдаленной гибридизации в селекции. Синтез и ресинтез видов ....	150
<b>11. ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС .....</b>	<b>152</b>
11.1. Генетическая сущность инбридинга (инцухта) .....	152
11.2. Гетерозис. Типы и виды гетерозиса. Теории гетерозиса .....	154
11.3. Особенности проявления и закрепления гетерозиса .....	156
11.4. Общая и специфическая комбинационная способность, методы их оценки ...	158
<b>12. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СЕЛЕКЦИЯ. ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ И МЕТОДЫ УПРАВЛЕНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ РАЗВИТИЕМ .....</b>	<b>160</b>
12.1. Генетические процессы в популяциях самоопылителей и перекрестников ....	160
12.2. Естественные и искусственные популяции как исходный материал для селекции .....	165
12.3. Онтогенез растений и методы управления индивидуальным развитием .....	174
<b>КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ .....</b>	<b>178</b>
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК .....</b>	<b>186</b>