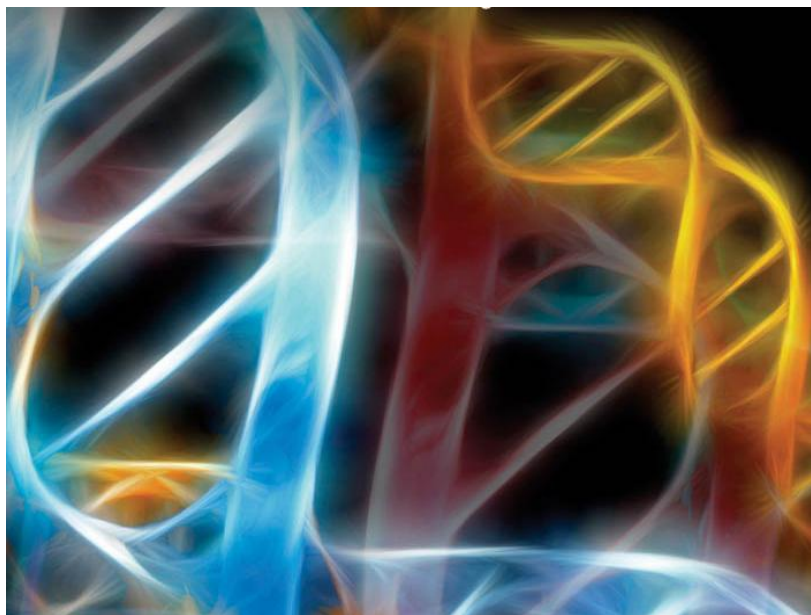


В.И. КРЮКОВ

ГЕНЕТИКА

Глава 1

Введение в генетику



Орёл 2006

Электронная версия опубликована с дополнениями и небольшими изменениями в 2011 году по пособию:

Крюков В.И. Генетика. Часть 1. Введение в генетику. Молекулярные основы наследственности. Учебное пособие для вузов. –Орёл: Изд-во ОрёлГАУ, 2006. – 176 с. с илл.

Учебное пособие предназначено для углублённого изучения генетики студентами сельскохозяйственных вузов, обучающимися специальностям 111201 – «Ветеринария» и 110401 – «Зоотехния», аспирантами для подготовки к сдаче кандидатского минимума по специальностям 03.00.15 – «Генетика» и 06.02.01 – «Разведение, селекция, генетика и воспроизводство сельскохозяйственных животных». Пособие может быть использовано преподавателями и студентами агрономических и биологических факультетов вузов. Оно будет полезно практическим работникам племенных хозяйств и селекционных центров, а также – преподавателям биологии средних школ и средних специальных заведений.

Пособие рекомендовано Учебно-методическим объединением высших учебных заведений РФ по образованию в области зоотехнии и ветеринарии в качестве учебного пособия для студентов вузов обучающихся по специальности 110401 – Зоотехния и 111201– Ветеринария (Решение о присвоении грифа № 06-523 от 26 мая 2006 г.)

Рецензенты:

Бакай А.В., д.с.-х.н., профессор, заведующий кафедрой генетики и разведения животных МГАИМиБ им. К.И.Скрябина;

Болгов А.Е., д.с.-х.н., профессор, заведующий кафедрой зоотехнии Петрозаводского государственного университета;

Гранкин Н.Н., д.с.-х.н., профессор кафедры почвоведения и прикладной биологии ОГУ;

Жеребилов Н.И., д.с.-х. н., профессор, заведующий кафедрой Курской ГСХА;

Кибкало Л.И., д.с.-х.н. профессор кафедры частной зоотехнии Курской ГСХА;

Хилкова Н.Л., к.х.н., доцент, заведующая кафедрой, ОрёлГАУ;

Шестаков В.М., д.б.н., профессор кафедры общей зоотехнии РГАУ Московской сельскохозяйственной академии;

Электронная версия этого учебного пособия предназначена автором для свободного и бесплатного использования, копирования и распространения. Ни юридические, ни частные лица не могут использовать этот текст в коммерческих целях без согласия автора.

© В.И.Крюков

1. ВВЕДЕНИЕ В ГЕНЕТИКУ

Программные требования по теме в курсе «Генетика и биометрия»

Предмет генетики. Генетика – одна из основополагающих наук современной биологии. Основные этапы развития генетики. Роль отечественных ученых в развитии генетики.

Основные виды наследственности: ядерная и цитоплазматическая наследственность. Истинная, ложная и переходная наследственность.

Виды изменчивости: онтогенетическая, модификационная, комбинативная и мутационная. Значение модификационной изменчивости для практики животноводства. Использование других видов изменчивости в селекционной работе. Коррелятивная изменчивость. Творческая роль человека в формировании наследственности и изменчивости организмов.

Сущность явлений наследственности и изменчивости на молекулярном, субклеточном, клеточном, организменном, популяционном уровнях.

Методы генетики: гибридологический, генеалогический, фенотипический, популяционный, мутационный, рекомбинационный, биометрический анализ, методы биохимической генетики, методы иммуногенетики.

Генетика как теоретическая основа селекции с.-х. животных. Современное состояние и проблемы генетики в связи с актуальными проблемами человечества (пищевых ресурсов, роста народонаселения, здоровья человека, охраны окружающей среды и т. д.). Достижения современной генетики и пути ее дальнейшего развития.

Программные требования по теме в курсе «Ветеринарная генетика»

Методы генетики: гибридологический, генеалогический, фенотипический, популяционный, мутационный, рекомбинационный, биометрический анализ, методы биохимической генетики.

Этапы развития генетики. Вклад отечественных ученых в развитие генетики. Значение генетики для формирования научного материалистического мировоззрения. Значение селекционно-генетической профилактики болезней животных в условиях промышленной технологии.

Методические рекомендации по изучению темы

При изучении материала этой темы обратите внимание на то, наличие каких признаков характеризует любую науку. Запомните, что является предметом, целью и задачами генетики. Уясните что наследственность и изменчивость – это важнейшие свойства, характерные для всех организмов.

Ознакомьтесь с видами наследственности – ядерной и цитоплазматической. Уясните, из чего складывается ядерная и цитоплазматическая наследственность. Затем выясните характерные особенности изменчивости организмов. Запомните, какая изменчивость называется наследственной и какая – ненаследственной, а также из каких типов складывается наследственная изменчивость. Уясните, почему онтогенетическая изменчивость имеет двойственную природу.

Обратите внимание на коррелятивную изменчивость. Уясните её причину. запомните какая коррелятивная изменчивость называется положительной и какая – отрицательной.

Уясните, какие 4 проблемы решает современная генетика, и на каких уровнях организации биосистем эти проблемы решаются. Обратите внимание на практические задачи, стоящие перед генетикой.

Студентам обучающимся по специальности «Ветеринария» необходимо запомнить какие задачи стоят перед ветеринарной генетикой.

Каждой науке свойственны определённые методы исследования, с использованием которых она решает стоящие перед ней задачи. Обратите внимание на основные общие методы генетики. Уясните, в чём состоят особенности гибридологического, генеалогического, близнецового, цитогенетического, мутационного, биохимического, молекулярно-генетического, феногенетического, популяционного, биометрического метода, а также методов гибридизации соматических клеток и математического моделирования. Возможно, что некоторые положения этих разделов будут недостаточно понятны при первом знакомстве с ними. Поэтому рекомендуем вернуться к разделу «Методы генетики» ещё раз – уже после изучения всего курса. В этом случае Вам будут более понятны особенности каждого из указанных общих методов.

При изучении истории развития генетики важно обратить внимание на предпосылки формирования этой науки – т.е. многие открытия и изобретения, обусловившие столь быстрое развитие генетики.

Обратите внимание на то, что открытие Менделем закономерностей наследования признаков не было понято его современниками, и повторное открытие этих законов было сделано 35 лет спустя. При изучении роли Г. Менделя в развитии генетики следует уяснить особенности методического подхода этого учёного при решении стоявшей перед ним проблемы.

В отечественной историографии генетики нет единого мнения периодизации этапов её развития. В этом пособии принята периодизация, предложена крупным российским учёным – Н.П. Дубининым. Он выделяет 5 периодов развития генетики. Аналогичной точки зрения придерживается и С.М. Гершензон, хотя границы его периодов несколько иные. Студенту следует запомнить эту периодизацию и годы, разграничивающие эти периоды. Ещё важнее обратить внимание и запомнить, какие основные направления исследований были характерны для каждого из этих периодов. Особое внимание следует уделить истории развития генетики в России. Необходимо запомнить основные генетические школы в России и направления исследований, развиваемых этими школами. Особенно студенты должны обратить внимание на вклад в развитие генетики великого российского учёного Н.И.Вавилова. К сожалению, генетика в России прошла через трагический этап широкой пропаганды ошибочных взглядов академика Т.Д. Лысенко. Студенту следует уяснить основные особенности взглядов этого биолога, причины их ошибочности, а также причины и последствия широкого распространения этих идей в нашей стране. Анализируя пятый, современный этап развития генетики, следует уяснить, в каких 5 основных направлениях развивается современная генетика.

Завершая изучение материала этой главы, студент должен обратить внимание на перспективы развития современной генетики и её роль в развитии других наук, а также в прикладных областях человеческой деятельности.

В конце раздела приведён список контрольных вопросов, которые разбираются на семинарских занятиях и которые могут быть заданы студенту на экзамене. Изучив данную тему, следует ответить на все вопросы. В этом вам может помочь дополнительная литература, список которой прилагается в конце методического пособия.

1.1. Предмет, цель, проблемы и задачи генетики

Генетика — это наука о наследственности и изменчивости организмов и методах управления ими.

Каждая наука имеет свой **предмет** исследований, **цель**, более частные **задачи** исследований и **методы** исследований. Задачи науки в разные периоды её развития могут меняться в зависимости от проблем, которые возникают на пути достижения цели, стоящей перед этой наукой.

1.1.1. Предмет и цель генетики

Генетика изучает два основных свойства организмов — наследственность и изменчивость. Эти два фундаментальных свойства живого и являются *предметом* исследований генетики.

Генетика ставит перед собой две цели: во-первых, познание закономерностей наследственности и изменчивости и, во-вторых, изыскание путей практического использования этих закономерностей. Пути достижения обеих целей постоянно и тесно переплетаются между собой. Обусловлено это тем, что решение практических задач основывается на заключениях, полученных при изучении теоретических проблем. В то же время при решении практических задач часто получают фактические данные, важные для расширения и углубления теоретических представлений.

1.1.1.1. Наследственность

Наследственность — это свойство организмов передавать при размножении свои признаки и особенности развития своему потомству.

Каждый вид растения или животного из поколения в поколение сохраняет характерные для него черты: берёза воспроизводит берёзу, утка выводит утят, кошка рождает котят. При этом каждый вид растения и животного, куда бы его ни перевозили и в какие бы условия ни помещали, если он сохранит способность размножаться в этих условиях, воспроизведет в потомстве свои особенности.

Наследственность обеспечивает материальную и функциональную преемственность между поколениями организмов. Проявляется наследственность в непрерывности живой материи при смене поколений. Некоторые виды могут оставаться в течение сотен миллионов лет относительно неизменными. Например, современный опоссум мало отличается от опоссума раннего мелового периода. Наследственность сохраняет определенный порядок в изменчивости живых существ.

Наследственность неразрывно связана с процессом размножения, а размножение – с делением клетки и воспроизведением ее структуры и функций.

Возникновение нового дочернего поколения при половом размножении происходит при слиянии женской и мужской половых клеток. Яйцеклетка и сперматозоид являются тем мостиком, который обеспечивает материальную непрерывность между поколениями.

Но, кроме полового, существует бесполое размножение, при котором из группы соматических клеток или из отдельной клетки воспроизводится целый организм. Если живую гидру разрезать на кусочки, то из отдельных кусочков вырастает целая гидра того же вида. Тем же путем из отдельных кусочков листа бегонии восстанавливается целое растение, похожее на исходное.

Передача определённых свойств является лишь одной из сторон наследственности. Вторая её сторона – это обеспечение точной передачи специфичного для каждого организма типа развития, формирования в ходе онтогенеза определенных признаков и свойств, а также – определенного типа обмена веществ.

Материальной основой наследственности являются все элементы клетки, обладающие свойством воспроизводить себя и распределяться по дочерним клеткам в процессе деления. При этом оказалось, что особенно важную роль играют процессы воспроизведения и распределения специфических структур ядра клетки – хромосом. Наследственность, обусловленная структурами клеточного ядра, называется **ядерной** (хромосомной) наследственностью. Вместе с тем ряд генетических структур может находиться вне ядра (в других органоидах клетки и в самой цитоплазме). Наследственность, обусловленную клеточными структурами, расположенными вне ядра называют **цитоплазматической** (внеядерной, внехромосомной).

Следует чётко различать два используемых в генетике понятия – наследственность и наследование. Понятие «**наследственность**» отражает свойство генов детерминировать: а) построение специфических белковых молекул, б) развитие признака и в) план строения организма. Понятие «**наследование**» характеризует процесс передачи наследственных свойств от одного клеточного или организменного поколения другому. Известно, что часть генетической информации передаётся через цитоплазму. Но и переданная через цитоплазму информация также определена генами. Поэтому в более широком смысле под наследственностью можно понимать все механизмы передачи информации в ряду поколений.

У животных, обладающих нервной системой, мы встречаемся с особым типом чисто функциональной преемственности приспособительных реакций между поколениями, когда потомство в порядке под-

ражания родителям вырабатывает те же условные рефлексы, которые приобрели родители индивидуальной жизни. В основе этой преемственности лежит механизм условного рефлекса, и поэтому она может быть названа **сигнальной** наследственностью. Сигнальная наследственность возникла в процессе эволюции как специальный механизм передачи индивидуального приспособления. Эти аспекты наследственности изучает специальное направление в генетике – генетика поведения.

В практике животноводства понятием «**истинная наследственность**» объединяют ядерную и цитоплазматическую наследственность. Обусловлено это тем, что признаки организма контролируются собственными генами животных. Наряду с собственными генами организма, на характер и степень проявления у него некоторых признаков могут влиять гены, локализованные в ДНК возбудителей болезней (бактерий и вирусов) и симбионтов. Такую наследственность называют **ложной**. Примером ложной наследственности они приводят появление зелёной окраски тела у некоторых червей в результате развития в их клетках симбионтов – одноклеточных зелёных водорослей. В тех случаях, когда наследственность несёт в себе черты и истинной и ложной наследственности и не может быть охарактеризована однозначно, её называют **промежуточной** [Меркурьева и др., 1991, с. 13].

Итак, **наследственность** – это свойство клеток или организмов передавать из поколения в поколение способность к определённому типу обмена веществ и индивидуального развития, в ходе которого у них формируются общие признаки и свойства, а также некоторые индивидуальные особенности родителей.

1.1.1.2. Изменчивость

Кроме наследственности генетика изучает изменчивость. **Изменчивостью** называется свойство живых организмов приобретать изменения и существовать в различных вариантах. С генетической точки зрения изменчивость – это результат реакции генотипа на влияние условий внешней среды в процессе индивидуального развития организма.

В зависимости от механизма возникновения, характера изменений признаков различают несколько типов изменчивости. Прежде всего, следует выделить изменчивость наследственную и ненаследственную.

Ненаследственная (модификационная, паратипическая) изменчивость отражает изменения фенотипа под влиянием внешних факторов. Возникает она у животных и растений под непосредственным влиянием среды. Модификации широко распространены в природе, так как на каждый организм в процессе его развития действуют различные факторы среды, а их действие влияет на формирование признаков этого организма. Даже при одинаковой наследственности особи будут несколько отличаться друг от друга из-за разных условий существования.

Не все признаки в одинаковой мере подвержены модификационной изменчивости. Большей частью при воздействиях среды изменяются размеры, вес, продуктивность животных. Морфологические же признаки значительно более устойчивы, особенно видовые, которые развиваются в основном под влиянием наследственности, поскольку колебания среды в границах тех условий, в которых может существовать данный вид, на эти признаки не влияют. Так, выращивая ягнят в условиях обильного кормления, можно увеличить их вес и настриг шерсти, но изменить характер шерстного покрова невозможно. Объясняется это тем, что свойства шерстного покрова в очень большой степени определяются наследственностью.

Модификационная изменчивость имеет для сельскохозяйственной практики двоякое значение. Создавая для развивающихся организмов определенные условия, можно усилить развитие желательного признака или ослабить нежелательный. Это – положительная для практики особенность модификаций. Однако влияние среды может сгладить наследственные различия между животными, в результате чего наследственно лучшие и худшие особи внешне или по продуктивности оказываются одинаковыми. Это мешает правильному отбору более ценных особей по их наследственным качествам и замедляет улучшение пород и сортов.

Наследственная, или генотипическая, изменчивость обусловлена возникновением новых генотипов, которое приводит к изменению фенотипа. Наследственную изменчивость разделяют на два других типа изменчивости – комбинативную и мутационную. **Мутационная** изменчивость характеризуется внезапным появлением у единичного организма каких-либо новых особенностей, которых не было у его предков. Мутации возникают скачкообразно как новые качественные изменения. Они являются следствием структурных изменений генов и хромосом и передаются потомству. В эволюции диких и домашних животных и растений значение мутаций чрезвычайно велико. Те особенности, которыми домашние животные и культурные растения отличаются от диких предков, возникли в результате мутационных изменений. Мутации, представляющие ценность для человека, подвергаются действию искусственного отбора и таким образом распространяются и накапливаются у данного вида, создавая отличия его от дикого предка. Ярким примером сказанного могут служить недавно одомашненные виды пушных зверей – норки и лисы, у которых за относительно короткое время жизни в условиях клеточного содержания обнаружен ряд мутаций окраски шерстного покрова, представляющих большую ценность для меховой промышленности.

Изменчивость организмов может быть обусловлена не только мутацией генов, но и сочетаниями различных генов, новые комбинации

которых приводят к изменению определенных признаков и свойств организма. Такой тип изменчивости называют **комбинативной** изменчивостью. Эти изменения также наследуются. Комбинативная изменчивость обычно наблюдается в потомстве, полученном в результате скрещивания животных различных пород и растений разных сортов, а также при межвидовом скрещивании. Источниками этой изменчивости являются два параллельно идущих процесса: 1) возникновение новых комбинаций генов в результате независимого расхождения хромосом в мейозе при образовании гамет и случайного их объединения в зиготах и 2) возникновение новых вариантов хромосом в результате кроссинговера в первом мейотическом делении.

Комбинативная изменчивость играет важную роль в сельскохозяйственной практике. Используя ее закономерности, создают новые породы животных и новые сорта растений. На ней основано совершенствование существующих пород путем подбора пар, цель которого заключается в получении более ценных наследственных сочетаний и исправлении в потомстве недостатков одного из родителей положительными качествами другого.

Наследственная изменчивость (и комбинативная и мутационная), происходящая в природных условиях под влиянием независимых от человека факторов, называется естественной, или **спонтанной**. Изменчивость, возникающая в условиях эксперимента в результате применения принудительного скрещивания или различных мутагенных факторов, называется искусственной, или **индуцированной** изменчивостью. Индуцированная комбинативная изменчивость лежит в основе практической селекции при создании новых сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов.

Известно, что у каждого организма в процессе индивидуального развития происходят закономерные изменения морфологических и функциональных особенностей. Эту изменчивость называют **онтогенетической**. Она реализуется в пределах нормы реакции организма и по этому критерию должна быть отнесена к ненаследственной изменчивости. Однако, последовательность и время этих изменений определяется генотипом. По этой причине онтогенетическая изменчивость может быть отнесена к наследственной [Инге-Вечтомов, 1989, с. 290]. Таким образом, онтогенетическая изменчивость имеет двойственную природу.

Развитие организма осуществляется как единый процесс под влиянием его наследственности и условий среды. Поэтому изменение в развитии какого-либо органа или ткани влечет за собой изменение в развитии других органов и тканей, физиологически или анатомически связанных с ними. Например, изменения в функциях тех или иных желез внутренней секреции отражаются на развитии определенных групп

тканей или органов, или на всем росте организма. Изменения в развитии сердца вызовут изменения в кровообращении и, следовательно, в питании органов и тканей. Если изменение одного признака связано с изменением другого, то такую изменчивость называют **коррелятивной**. В зависимости от того, как изменяется один признак при изменении другого, коррелятивная изменчивость может быть положительной или отрицательной (см. раздел «Статистические методы изучения изменчивости»). Коррелятивная изменчивость называется **положительной**, когда с усилением развития одного признака усиливается и другой, и **отрицательной**, когда усиление развития одного признака ослабляет развитие другого.

В селекционной практике известно, что соединить в одной породе очень высокую молочную продуктивность животных с высокой их способностью к откорму практически невозможно. Связано это с тем, что высокая молочность обусловлена интенсивным обменом, а высокие мясные качества – пониженным. По той же причине нельзя соединить с мясной продуктивностью и очень высокую шерстную продуктивность овец, или высокую яйценоскость кур и ряд других признаков. Иногда в результате корреляционной изменчивости у организма развиваются одни признаки, повышающие его жизнеспособность, и другие, понижающие ее. В зависимости от совокупного влияния таких признаков организм может быть сохранен естественным или искусственным отбором или, наоборот, элиминирован им. Поэтому коррелятивная изменчивость признаков ограничивает возможности использования комбинативной изменчивости при создании новых пород животных и сортов растений. Это заставляет генетиков учитывать её при ведении селекционной работы.

Современное изучение наследственности и изменчивости ведется на разных уровнях организации живой материи: молекулярном, хромосомном, клеточном, организменном и популяционном. Многообразие объектов и методов исследования в генетике явилось причиной возникновения большого количества ее разделов, таких, как цитогенетика, молекулярная, биохимическая, радиационная, медицинская и физиологическая генетика, а также популяционная генетика, онтогенетика (феногенетика) и др.

1.1.2. Проблемы и задачи генетики

Для достижения двух целей, указанных выше, генетике предстоит решить ряд важных проблем. Ниже будут перечислены лишь в самой общей форме главные проблемы, исследуемые генетикой. Детальнее эти проблемы обсуждаются в соответствующих разделах курса.

У огромного большинства видов живых существ материальным мостиком, связывающим два поколения, служат мужская и женская половые клетки, сливающиеся при оплодотворении. Очевидно, что в этих двух клетках определённым образом заключены сведения, обуславливающие сходство потомков с родителями. В то же время наблюдается изменчивость организмов, вследствие чего потомки обычно в той или иной степени отличаются от родителей и друг от друга. Таким образом, от одного поколения другому через мостик, образуемый половыми клетками, передается (хотя иногда и в несколько искаженном виде) **информация** обо всех тех многообразных морфологических, физиологических и биохимических признаках, которые должны реализоваться у потомков. Исходя из такого кибернетического характера генетических процессов, удобно следующим образом сформулировать четыре основные теоретические проблемы, исследуемые генетикой.

1.1.2.1. Теоретические проблемы генетики

1) Проблема **хранения генетической информации**. Изучается, в каких материальных структурах клетки заключена генетическая информация и каким образом она в них закодирована.

2) Проблема **передачи генетической информации**. Изучаются механизмы и закономерности передачи генетической информации от клетки к клетке и от поколения к поколению.

3) Проблема **реализации генетической информации**. Изучается, как генетическая информация воплощается в конкретных признаках развивающегося организма, взаимодействуя при этом с влияниями окружающей среды.

4) Проблема **изменения генетической информации**. Изучаются типы и причины изменений, которым подвергается генетическая информация, и механизмы их возникновения.

Все эти четыре проблемы изучаются генетикой на разных уровнях – молекулярном, клеточном, организменном и популяционном. Методы, используемые в этих исследованиях, различаются в зависимости от того, на каком уровне ведутся исследования.

1.1.2.2. Практические задачи генетики

Заключения, полученные при изучении теоретических проблем наследственности и изменчивости, служат основой решения стоящих перед генетикой практических задач, главные из которых перечислены ниже.

1) **Выбор наилучших типов скрещивания.** Разные типы скрещивания (отдаленная гибридизация, неродственные скрещивания, родственные скрещивания разных степеней) различно отражаются на наследственных свойствах потомков. Знание генетической обусловленности этих различий позволяет применять в растениеводстве и животноводстве такие типы скрещиваний, которые наиболее соответствуют поставленной в каждом случае конкретной практической цели.

2) **Выбор наиболее эффективных способов отбора.** Знание того, как разные способы отбора влияют на наследственные признаки, позволяет использовать в растениеводстве и животноводстве те приемы, которые наиболее быстро изменяют нужные признаки в желаемую сторону.

3) **Управление развитием наследственных признаков.** Если мы сможем понять пути реализации генетической информации в онтогенезе и механизмы влияния на эти процессы факторов среды, то сможем подбирать условия, способствующие формированию у организмов наиболее ценных признаков и подавлению нежелательных. Это имеет большое значение для повышения урожайности возделываемых растений и продуктивности домашних животных. Важно это и для медицины, так как иногда позволяет предупреждать проявление наследственных болезней человека, а в некоторых случаях даже излечивать их.

4) **Изучение механизмов мутагенеза и мутаций.** Знание физических и химических мутагенов и механизма их действия позволяет искусственно получать новые наследственно измененные формы. Это позволяет получать улучшенные штаммы полезных микроорганизмов и сорта сельскохозяйственных растений и породы животных. В медицине знание закономерностей мутационного процесса необходимо для разработки мер по защите наследственности человека от вредных мутагенных воздействий окружающей среды.

5) **Генетическая инженерия** – раздел практической генетики, связанный с целенаправленным созданием новых генетических комбинаций генетического материала и введения его в избранные живые организмы.

6) **Изучение частной генетики** культурных растений, сельскохозяйственных животных и человека. Хотя главные установленные генетикой законы имеют универсальный характер, они своеобразно преломляются у разных организмов в связи с их специфическими различиями, особенно касающимися биологии размножения и строения хромосомного аппарата. Для практических целей нужно знать – какие гены участвуют в определении полезных или вредных признаков данного организма, важных в хозяйственном или медицинском отношении. Поэтому изучение частной генетики таких признаков составляет обязательный элемент генетических работ практического направления.

Для решения перечисленных проблем внутри каждого из направлений генетических исследований формулируются конкретные, частные задачи. С некоторыми из них мы познакомимся в процессе изучения курса.

1.1.2.3. Задачи ветеринарной генетики

Ветеринарная генетика – это раздел общей генетики, предметом изучения которого являются наследственные аномалии, болезни с наследственной предрасположенностью, а также разработка методов диагностики, генетической профилактики и селекции животных на устойчивость к болезням. Ветеринарная генетика ставит перед собой следующие задачи [Петухов В.Л. и др., 1996, с. 4]:

- 1) изучение наследственных аномалий животных;
- 2) разработка методов выявления гетерозиготных носителей наследственных аномалий;
- 3) изучение болезней с наследственной предрасположенностью;
- 4) контроль распространения вредных генов в популяциях и их элиминация;
- 5) изучение связи цитогенетических нарушений с наследственными заболеваниями;
- 6) изучение генетики иммунитета;
- 7) изучение генетики патогенности и вирулентности микроорганизмов и взаимодействия микроорганизмов и макроорганизмов;
- 8) разработка методов раннего выявления устойчивости и восприимчивости животных к болезням;
- 9) изучение влияния экологически вредных веществ на наследственный аппарат животных;
- 10) изучение генетически детерминированных реакций животных на лекарственные препараты;
- 11) создание стад, линий, типов, пород, устойчивых к болезням, с низким уровнем генетического груза и хорошо адаптированных к определённым условиям среды;
- 12) использование методов биотехнологии для повышения резистентности животных к болезням.

Ветеринарная генетика тесно связана с общей генетикой. Теоретические достижения общей генетики очень быстро находят применение в ветеринарной практике. Однако эти достижения не могут быть реализованы без ветеринара. Следовательно, генетическое образование ветеринаров – необходимое условие для диагностики, лечения и профилактики наследственных болезней домашних и сельскохозяйственных животных. С помощью генетических знаний ветеринар может ин-

тегрально (цельно) понимать все стадии индивидуального развития животного как выполнение наследственной программы организма в процессе онтогенеза в конкретных условиях среды.

1.2. Методы генетики

Современная генетика изучает явления наследственности и изменчивости, на различных уровнях организации биосистем – от молекулярного до популяционного и видового. При этом генетика опирается на достижения различных отраслей биологии – биохимии, биофизики, микробиологии, цитологии, эмбриологии, зоологии, ботаники, растениеводства и животноводства. Поэтому, в зависимости от конкретной задачи, стоящей перед исследователем-генетиком, он может использовать методы молекулярной биологии и биохимии, микробиологические и цитологические методы, методы эмбриологии или методы популяционной биологии. Со многими частными методами исследований мы познакомимся в процессе изучения курса. Но все они могут быть объединены в несколько групп общих методов по сходству методического подхода к изучению наследственности и изменчивости.

1.2.1. Гибридологический метод

Метод гибридологического анализа, заключается в скрещивании организмов и последующем учете расщеплений признаков. В законченной форме этот метод был предложен Г. Менделем и до настоящего времени является одним из основных методов генетических исследований. Им были сформулированы правила гибридологического анализа, которым следуют все генетики:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать одному виду.
2. Скрещиваемые организмы должны четко различаться по отдельным признакам.
3. Изучаемые признаки должны быть константны, т.е. воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах линии.
4. Необходимы характеристика и количественный учет всех классов расщепления, если оно наблюдается у гибридов первого и последующих поколений.

Таким образом, метод включает в себя систему скрещиваний заранее подобранных родительских особей, различающихся по одному, двум или трем альтернативным признакам, наследование которых изучается. Проводится тщательный анализ гибридов первого, второго, третьего, а иногда и последующих поколений по степени и характеру проявления изучаемых признаков.

Этот метод имеет большое значение для селекции растений и животных. Он включает в себя и так называемый **рекомбинационный**

метод, который основан на явлении кроссинговера – обмена идентичными участками в хроматидах гомологических хромосом в профазе I мейоза. Этот метод широко используют для составления генетических карт, а также для создания рекомбинантных молекул ДНК, содержащие генетические системы различных организмов.

1.2.2. Генеалогический метод

Генеалогическим методом называется метод изучения наследования признаков потомством от предков в чреде поколений организмов одной семьи (или рода). Генеалогический метод – один из вариантов гибридологического. В основе метода лежит анализ распределения нормальных или патологических признаков в ряде поколений с указанием родственных связей между членами родословной. Его применяют при изучении наследования признаков по анализу родословных с учетом их проявлении у организмов родственных групп (людей или животных) в нескольких поколениях.

Генеалогический метод относится к наиболее универсальным методам в генетике. Этот метод используют при изучении наследственности у человека и животных, у которых малоплодие обусловлено генетически. Генеалогический метод позволяет преодолеть сложности, возникающие в связи с невозможностью направленных скрещиваний (например, у человека) или малоплодностью организмов (например, у лошадей).

1.2.3. Близнецовый метод

Среди животных очень трудно найти две особи с одинаковой наследственностью. Тожественная наследственность есть только у некоторых близнецов. **Близнецами** называют два и более потомка, рождённые одновременно одной матерью у обычно одноплодных животных и человека [Реймерс, 1988]. Различают два типа близнецов – монозиготные и дизиготные.

Дизиготные (разнойцовые, неидентичные) близнецы возникают из раздельно оплодотворенных двух или более, яйцеклеток, созревших одновременно.

Монозиготные (однойцовые, идентичные) близнецы – это двойни одного пола, развившейся из одной оплодотворенной яйцеклетки в результате ее деления после первого же деления на две самостоятельные клетки, дающие начало двум организмам. Монозиготные близнецы рождаются, хотя и редко, у крупного рогатого скота, овец, свиней. Частота рождения близнецов у человека по разным данным:

- 10 на 1000, среди них 25% составляют монозиготные близнецы [Дубинин, 1985];
- 10 на 840, среди них 33% – монозиготные близнецы [Слюсарёв, Жукова, 1995].



Рис. 1.1. Идентичные близнецы телки айрширской породы Сэнди и Кэнди, родившиеся в штате Нью-Йорк [Хатт, 1969].

Все монозиготные близнецы имеют практически одинаковый генотип. Такие близнецы очень сходны по своим признакам (рис. 1.1.), а наблюдающиеся у них небольшие различия вызваны исключительно влиянием условий среды. Поэтому они представляют собой очень удобный объект для изучения влияния наследственности и среды на развитие того или иного признака. Например, для изучения влияния условий кормления на рост и развитие однояйцовых близнецов крупного рогатого скота были проведены специальные опыты. Телки – 9 пар однояйцовых близнецов – были разделены на две группы – по телке из двойни в каждой группе. Телок одной группы с рождения кормили усиленно – на 33% выше нормы, телок же другой группы кормили скудно – на 33% ниже нормы. Аналогично были созданы еще две группы по 8 телок в каждой; в одной группе рацион был на 25% выше, в другой – на 25% ниже нормы. Результаты опыта показали, что телки, получавшие обильное кормление, значительно превышали по весу своих сестер-близнецов, скудно кормившихся. Однако те же условия в меньшей степени повлияли на их рост в высоту, так как различий в высоте среди животных трех групп не было; лишь группа телок, рационы которых были на 33% ниже нормы, отстала по этому показателю от животных всех остальных групп. Следовательно, одни и те же условия среды неодинаково влияют на развитие различных признаков. Итак, сходство или различие генотипов близнецов позволяет использовать близнецовый метод при изучении влияния определенных факторов внешней среды на генотип особи, а также для выявления относительной роли генотипической и модификационной изменчивости в общей изменчивости признака.

1.2.4. Цитогенетический метод

Методы цитологии используются для изучения клетки как основной единицы живой материи. Область генетики, изучающая структуру и функции хромосом, называется цитогенетикой. Цитогенетические методы предназначены для изучения структуры отдельных хромосом и хромосомных наборов в целом. Наиболее распространённым методом в цитогенетике является световая микроскопия. Объектом цитогенетических исследований могут быть и соматические и генеративные клетки как интерфазные, так и в состоянии деления. Анализ конъюгации хромосом в мейозе, наблюдение обменов между гомологичными и не-гомологичными хромосомами углубляют наши знания о материальных носителях наследственности.

Для детального анализа хромосом используют различные методы тотальной (сплошной) и дифференциальной окраски хромосом. Кроме того, благодаря успехам в молекулярной генетике разработан принципиально новый метод изучения хромосом – метод молекулярной гибридизации *in situ* (FISH-метод, см. раздел «Цитологические основы наследственности»).

1.2.5. Метод гибридизации соматических клеток

В конце 50-х годов прошлого столетия биологи-экспериментаторы освоили методы культивирования клеток в питательных средах. Соматические клетки организма содержат всю генетическую информацию. Это позволяет изучать такие вопросы генетики животных и человека, которые сложно или даже невозможно изучать на целом организме. Такие исследования возможны потому, что метаболические процессы удаётся выделить из сложной цепи взаимосвязанных реакций, происходящих в организме.

В 1960 году французским биологом Ж. Барским было доказано, что при совместном культивировании в питательной среде клеток двух различных линий мышей эти клетки могут сливаться, образуя гибриды, содержащие наборы хромосом обоих родительских форм. Позднее были получены гибриды между клетками, принадлежащими к разным видам (например, человек $\times$ мышь). Большинство гибридных клеток погибает, но некоторые из них, содержащие два ядра, могут продолжать своё развитие и размножаться делением. В таких гибридных клетках происходят очень интересные процессы, обусловленные работой сразу двух геномов. Изучение этих процессов позволяет: а) изучать механизмы действия генов, б) определять мутагенность химических и физических факторов, в) более точно диагностировать наследственные болезни на биохимическом уровне у взрослых организмов и даже до рождения – у эмбрионов.

1.2.6. Мутационный метод

Мутационный метод (мутагенез) позволяет установить характер влияния мутагенных факторов на генетический аппарат клетки, ДНК, хромосомы, на изменения признаков или свойств. Мутагенез используют в микробиологии для создания новых штаммов бактерий, в селекции сельскохозяйственных животных и растений – для создания исходного материала для селекции.

1.2.7. Биохимический метод

Биохимические методы в исследовании генетики животных и человека применяются с начала XX века. Биохимические показатели (например, первичный белковый продукт гена или накопление патологических метаболитов внутри клетки или во внеклеточной жидкости) лучше характеризуют болезнь, чем её клинические симптомы. Значимость биохимических методов возрастала по мере изучения наследственных заболеваний и совершенствования биохимических методов.

Биохимические методы направлены на выявление биохимического фенотипа организма. Объектами биохимической диагностики могут быть моча, пот, плазма и сыворотка крови, форменные элементы крови, культуры клеток. Анализ фенотипа может выполняться на разных уровнях – от первичного продукта гена (полипептидной цепи) до конечных метаболитов.

1.2.8. Молекулярно-генетический метод

Основными объектами генетических исследований на молекулярном уровне являются молекулы нуклеиновых кислот – ДНК и РНК, обеспечивающие сохранение, передачу и реализацию наследственной информации. Изучение нуклеиновых кислот вирусов, бактерий, грибов, клеток растений и животных, культивируемых вне организма (*in vitro*); позволяет установить закономерности действия генов в процессе жизнедеятельности клетки и организма.

1.2.9. Онтогенетический (феногенетический) метод

Онтогенетический (феногенетический) метод позволяет установить степень влияния генов и условий среды на развитие изучаемых свойств и признаков в онтогенезе. Изменение условий содержания и кормления животных влияет на характер проявления в онтогенезе наследственно обусловленных признаков и свойств.

1.2.10. Популяционный метод

Популяционный метод используют при изучении явлений наследственности в популяциях. Этот метод дает возможность установить частоту доминантных и рецессивных аллелей, определяющих тот или иной признак, частоту доминантных и рецессивных гомозигот и гетерозигот, динамику генетической структуры популяций под влиянием мутаций, изоляции и отбора. Метод является теоретической основой современной селекции животных.

1.2.11. Биометрический метод

Составной частью каждого из перечисленных выше методов является статистический анализ – биометрический метод. Само рождение генетики как точной науки стало возможным благодаря использованию методов математики в анализе биологических явлений. Г. Мендель применил количественный подход к изучению результатов скрещиваний и построению гипотез, объясняющих полученные результаты. С тех пор методы биологической статистики (биометрии) стали неотъемлемой частью генетического анализа. Он представляет собой ряд математических приемов, позволяющих определить степень достоверности полученных данных, установить вероятность различий между показателями опытных и контрольных групп животных. Биометрический метод незаменим при изучении наследования количественных признаков, а также при изучении изменчивости, особенно ненаследственной, или модификационной.

1.2.12. Метод математического моделирования

В генетике широко используют метод моделирования с помощью ЭВМ для изучения наследования количественных признаков в популяциях, для оценки селекционных методов – массового отбора, отбора животных по селекционным индексам. Особенно широкое применение данный метод нашел в области генетической инженерии и молекулярной генетики.

Генетика активно использует и другие методы смежных естественных наук. Методы химии и биохимии применяются для более детальной характеристики наследуемых признаков обмена веществ, для изучения свойств молекул белков и нуклеиновых кислот. Для этих же целей служат методы иммунологии и иммунохимии, позволяющие идентифицировать весьма специфично даже мизерные количества тех или иных генных продуктов, прежде всего белков.

Генетика широко использует методы физики: оптические, седиментационные, методы меченых атомов для маркирования и идентификации различных классов макромолекул. Наиболее широко физиче-

ские, химические и физико-химические методы применяются в молекулярной генетике и генной инженерии.

Генетики, работающие с различными объектами, не могут обойтись и без методов зоологии, ботаники, микробиологии и других дисциплин. В то же время возрастающая роль генетики в понимании эволюционного процесса повышает значение для генетики сравнительного метода.

Генетические методы исследования значительно обогатили теоретические области биологии, а также зоотехнию, ветеринарию, племенное дело и разведение сельскохозяйственных животных, селекцию и семеноводство растений, медицину.

1.3. История развития генетики

Генетика – одна из самых молодых биологических наук. Ей чуть более 100 лет. Однако за этот, сравнительно короткий, период генетика не только превратилась в самостоятельную научную дисциплину, но послужила фундаментом для создания некоторых других важных наук, например, молекулярной биологии и генетической инженерии.

1.3.1. Предпосылки возникновения генетики

Попытки понять природу передачи признаков по наследству от родителей детям предпринимались ещё в древности. Размышления на эту тему встречаются в сочинениях Гиппократе, Аристотеля и других мыслителей.

В XVII-XVIII веках учёные стали пытаться понять процесс оплодотворения и искать, с каким началом – мужским или с женским – связана тайна развития нового организма. В этот период споры о природе наследственности возобновились с новой силой. В 1694 году немецкий ботаник Рудольф Каммерариус (1665-1721) обнаружил, что для завязывания плодов необходимо опыление. Тем самым к концу XVII в. была подготовлена научная почва для начала опытов по гибридизации растений. Первые успехи в этом направлении были достигнуты в начале XVIII в.

Первый межвидовой гибрид получил англичанин Т. Фэйрчайлд при скрещивании гвоздик. В 1760 г. немецкий ботаник Йозеф Кёльрейтер (1733-1806) начал первым тщательно продумывать опыты по изучению передачи признаков при скрещивании растений. В 1761-1766 гг. Й. Кельрейтер в опытах с табаком и гвоздикой показал, что после переноса пыльцы одного растения на пестик отличающегося по своим морфологическим признакам растения образуются завязи и семена, дающие растения со свойствами, промежуточных по отношению к обоим родителям. Точный метод, разработанный Й. Кельрейтером, обусловил быстрый прогресс в изучении наследственной передачи признаков.



Рис. 1.2. Томас Эндрю Найт (1759-1839)

В конце XVIII-начале XIX в. английский селекционер-растениевод Томас Эндрю Найт (рис. 1.2), проводя скрещивание различных сортов гороха, сделал важное наблюдение – он обнаружил неделимость мелких признаков при различных скрещиваниях. Дискретность наследственного материала, провозглашенная ещё в древности, получила в его исследованиях первое научное обоснование. Т. Найту принадлежит заслуга открытия «элементарных наследственных признаков».

Дальнейшие существенные успехи в развитии методов скрещиваний связаны с французскими растениеводами Огюстеном Сажрэ (1763-1851) и Шарлем Нодэном (рис. 1.3).

Крупнейшим достижением О. Сажрэ явилось обнаружение феномена доминантности. При скрещивании сортов овощных культур он нередко наблюдал подавление признака одного родителя признаком другого. Это явление в максимальной степени проявляется в первом поколении после скрещивания, а затем подавленные признаки снова выявлялись у части потомков следующего поколения. Тем самым О. Сажрэ подтвердил, что элементарные наследственные признаки при скрещивании не исчезают. К этому выводу пришел и Ш. Нодэн в 1852-1869 гг. Но Ш. Нодэн пошел ещё дальше, приступив к количественному изучению перекомбинации наследственных задатков при скрещиваниях. Однако на этом пути его ждало разочарование. Неверный методический прием

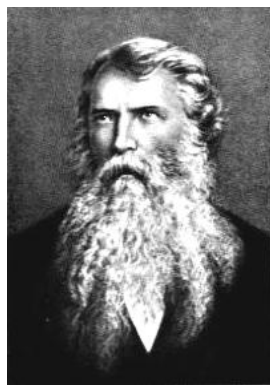


Рис. 1.3. Шарль Нодэн (1815-1899).

– одновременное изучение большого количества признаков – привел к большой путанице в результатах, и он вынужден был отказаться от своих опытов. Недостатки, присущие опытам Ш. Нодэна и его предшественников, были устранены в работах Г. Менделя.

Впервые идея о дифференцирующих делениях ядра клеток развивающегося зародыша была высказана в 1883 г. немецким эмбриологом Вильгельмом Ру (1850-1924). Выводы В. Ру послужили отправной точкой для создания теории зародышевой плазмы, получившей окончательное оформление в 1892 г., когда немецкий зоолог Август Вейсман четко указал на носителей наследственных факторов – хромосомы.

Ряд важнейших открытий, совершённых в XIX веке явились предпосылкой возникновения на рубеже XX века научной генетики. К этим открытиям должны быть отнесены создание теории эволюции, создание клеточной теории.

Крупнейшим достижением естествознания XIX века было создание эволюционной теории. В 1859 г. Ч. Дарвин в труде «Происхождение видов» утвердил принцип эволюционного развития организмов и показал, что факторами эволюции являются естественный отбор, наследственность и изменчивость. Теория Ч. Дарвина быстро завоевала широкое признание среди учёных. Учёные понимали, что эволюция возможна только на основе возникновения у живых существ изменений и сохранения этих изменений у потомков. Поэтому эволюционное учение Ч. Дарвина усилило во второй половине XIX века интерес к проблемам наследственности и изменчивости.

В то время учёными были предложены несколько гипотез о предположительном механизме наследственности. Хотя эти гипотезы были совершеннее гипотез, предлагаемых ранее, но они тоже были в основном умозрительными. Последующие экспериментальные работы показали их ошибочность. Вместе с тем, некоторые из этих отвергнутых гипотез содержали такие положения, которые были подтверждены в дальнейшем. Следовательно, они сыграли свою положительную роль в развитии представлений о наследственности и изменчивости. Поэтому рассмотрим из этих гипотез три, заслуживающие наибольшего внимания.

Наиболее фундаментальной умозрительной гипотезой явилась «временная гипотеза пангенезиса» Ч. Дарвина, изложенная в последней главе его труда «Изменение домашних животных и культурных растений» (1868). Согласно его представлениям, в каждой клетке любого организма образуются в большом числе особые частицы – геммулы, которые обладают способностью распространяться по организму и собираться в клетках, служащих для полового или вегетативного размножения. Дарвин допускал, что геммулы отдельных клеток могут из-

меняться в ходе онтогенеза каждой особи и давать начало измененным потомкам. Предположение Дарвина о наследии приобретенных признаков было экспериментально опровергнуто Ф. Гальтоном (1871).

Другая умозрительная гипотеза о природе наследственности была предложена немецким ботаником Карлом Негели (1817-1891) в работе «Механико-физиологическая теория эволюции» (1884). К. Негели предположил, что наследственные задатки передаются лишь частью вещества клетки, названного им идиоплазмой. Остальная часть клетки (стереоплазма), согласно его представлению, наследственных признаков не несет. Он предположил, что идиоплазма состоит из молекул, соединенных друг с другом в крупные нитевидные структуры – миецеллы, группирующиеся в пучки и образующие сеть, пронизывающие все клетки организма. Гипотеза К. Негели готовила биологов к мысли о структурированности материальных носителей наследственности.

Наиболее детализированной была третья гипотеза, предложенная немецким зоологом Августом Вейсманом (рис. 1.4). Развивая идею о неравном наследственном делении, А. Вейсман логично пришел к выводу о существовании в организме двух четко разграниченных клеточных линии – зародышевых и соматических. Клетки зародышевой линии, обеспечивая непрерывную передачу наследственной информации, «потенциально бессмертны» и способны давать начало новому организму. Соматические клетки такими свойствами не обладают. Такое выделение двух категорий клеток имело важное значение для последующего развития генетики. Август Вейсман считал, что в половых клетках имеется особое вещество – носитель наследственности («зародышевая плазма») и отождествлял это вещество с хромосомами клеточного ядра.

Сначала В. Ру в 1883 г., а затем и А. Вейсман высказали предположение о линейном расположении в хромосомах наследственных факторов и их продольном расщеплении во время митоза, чем во многом предвосхитили будущую хромосомную теорию наследственности.

Предположение А. Вейсмана о ведущей роли хромосом в передаче наследственных свойств было правильным. Верными были и еще два элемента его гипотезы: 1) утверждение о большом значении скрещиваний, как причины изменчивости, дающей материал для эволюции, и 2) отрицание наследования приобретенных признаков, т. е. те-



Рис. 1.4. Август Вейсман (1834–1914)

лесных изменений, вызываемых внешними воздействиями в течение жизни организма. Но наряду с этими верными положениями в гипотезе Вейсмана было много ошибочных положений. (К ошибочным положениям могут быть отнесены его представления о структуре хромосом половых клеток, о распадении их на особые зачатки («детерминанты»), попадающие затем в разные клетки организма и определяющие свойства этих клеток, о «зачатковом отборе», регулирующем распределение таких детерминантов между клетками, об отсутствии «зародышевой плазмы» в клетках тела. Все эти части гипотезы Вейсмана не опирались на факты, имели умозрительный характер и были опровергнуты более поздними исследованиями).

Во второй половине XIX века происходило интенсивное исследование строения клетки. Первое представление о клетке как об элементарной составной части организма было дано Робертом Гуком ещё в 1665 г. Однако только в первой половине XIX века (в 1838 г.) М. Шлейден и Т. Шванн создали теорию клеточного строения. А в последние три десятилетия XIX века ряд открытий установил роль клетки в наследственности и развитии. Было показано, что обязательными компонентами клетки являются ядро и цитоплазма. Р. Вирхов выдвинул основополагающую концепцию, по которой любая клетка происходит только от клетки. Это утвердило идею о непрерывности жизни, показав, что в её основе лежит деление клеток. В 1874 г. И.Д. Чистяков, а годом позже Е. Страсбургер установили, что деление клетки связано со сложными процессами сохранения числа хромосом в дочерних клетках. Этот процесс осуществляется в виде непрямого деления ядра, которое в 1889 г. В. Флемминг назвал митозом. Он показал, что при митозе каждая из хромосом продольно расщепляется, образуя две дочерние хромосомы. В 1875 г. О. Гертвиг установил сущность оплодотворения. Изучая процесс оплодотворения у морского ежа, он показал роль ядер женских и мужских гамет, которые после проникновения сперматозоида в яйцеклетку сливаются в общее ядро зиготы. Вскоре это же явление было обнаружено Н.Н. Горожанкиным у голосеменных растений и Г. Страсбургером – у покрытосеменных.

Изучая поведение хромосом в клетках, образующих гаметы, Э. Ван-Бенеден и Т. Бовери обнаружили явление мейоза. Они установили, что при мейозе происходит процесс редукции (уменьшения) числа хромосом вдвое. После слияния половых клеток с уменьшенным вдвое числом хромосом число их в ядре зиготы восстанавливается до нормального уровня. В 1896 г. вышла книга Э. Вильсона «Роль клетки в наследственности и развитии». Она явилась синтезом достижений XIX века в области клеточной теории. Её главным содержанием были доказательства того факта, что хромосомы являются физическими носителями наследственности.

Индивидуальные различия даже между близкородственными организмами не обязательно связаны с различием в генетической структуре этих особей. Такие различия могут быть вызваны разными условиями жизни сравниваемых особей. Поэтому делать заключения о генетических различиях можно только на основании анализа большого числа особей. Первым, кто привлек внимание к математическим закономерностям в индивидуальной изменчивости, был бельгийский математик и антрополог А. Кэтлэ. Он явился одним из основателей статистики и теории вероятностей.

В то время очень остро стоял вопрос о возможности передачи по наследству отклонений от средней количественной характеристики признака, наблюдаемых у отдельных индивидуумов. Анализом этого вопроса занимались разные исследователи. Очень серьёзными были работы английского антрополога Фрэнсиса Гальтона (1882-1911), который собрал данные о наследовании роста у человека. Затем Ф. Гальтон изучил наследование величины венчика цветка у душистого горошка и пришел к выводу, что потомству передается лишь небольшая часть отклонений, наблюдаемых у родителей. Ф. Гальтон попытался придать своему наблюдению математическое выражение, положив начало большой серии работ по статистическому анализу наследования.

Последователь Ф. Гальтона английский биолог и математик Карл Пирсон (1857-1936) продолжил эту работу в более широких масштабах. В этой области наиболее серьезное исследование выполнил в 1903-1909 гг. датский биолог Вильгельм Иогансен (1857-1927). Он обратил главное внимание на изучение генетически однородного материала. Исходя из полученных результатов, Иогансен дал точное определение понятиям «генотип» и «фенотип» и заложил основы современного понимания роли индивидуальной изменчивости.

Никто из ученых того времени не сумел открыть законов наследования. Однако сам подход к проблеме наследования путем изучения потомства от скрещивания особей с разными признаками и анализ распределения этих признаков среди потомков был совершенно правильным. Именно он подготовил почву для появления генетики как науки.

1.3.2. Основные этапы развития генетики

Честь открытия количественных закономерностей, сопровождающих формирование гибридов, принадлежит чешскому ботанику Иоганну Грегору Менделю (рис. 1.5). В работах, выполненных им в 1856-1863 г., он раскрыл основы законов наследственности. Эти закономерности впоследствии легли в основу генетики.

Первоначально Г. Мендель обратил внимание на выбор объекта. Для своих исследований он избрал горох. Основанием для такого выбора послужило, во-первых, то, что горох – строгий самоопылитель, и это резко снижало возможность заноса нежелательной пыльцы; во-вторых, в то время имелось достаточное число сортов гороха, различавшихся по нескольким наследуемым признакам.

Г. Мендель получил от различных ферм 34 сорта гороха. После двухгодичной проверки, сохраняют ли они свои признаки неизменными при размножении без скрещивания, он отобрал для экспериментов 22 сорта.

Г. Мендель начал с опытов по скрещиванию сортов гороха, различающихся по одному признаку (моногибридное скрещивание). Во всех опытах с 7 парами сортов было подтверждено явление доминирования в первом поколении гибридов, обнаруженное О. Сажрэ и Ш. Нодэном. Г. Мендель ввел понятие доминантного и рецессивного признаков. Доминантными он назвал признаки, которые переходят в гибридные растения совершенно неизменными или почти неизменными. Рecessивными он обозначил такие признаки, которые становятся при гибридизации скрытыми. Затем Г. Мендель впервые сумел дать количественную оценку частотам появления рецессивных форм среди общего числа потомков при скрещиваниях.



Рис. 1.5. Иоганн Грегор Мендель (1822-1884).

Для дальнейшего анализа природы наследственности, Г. Мендель изучил ещё несколько поколений гибридов, скрещиваемых между собой. В результате его работ получили прочное научное обоснование следующие обобщения:

1. Явление неравнозначности наследственных признаков.
2. Явление расщепления признаков гибридных организмов в результате их последующих скрещиваний. Были установлены количественные закономерности расщепления.
3. Обнаружение не только количественных закономерностей расщепления по внешним, морфологическим признакам, но и определение соотношения доминантных и рецессивных задатков среди форм, с виду не отличных от доминантных, но являющимися смешанными по своей природе.

Таким образом, Г. Мендель вплотную подошел к проблеме связи между наследственными задатками и определяемыми ими признаками. За счет перекомбинации задатков (впоследствии эти задатки В. Иоган-

сен назвал генами), при скрещивании образуются зиготы, несущие новое сочетание задатков, чем и обуславливаются различия между индивидуумами. Это положение легло в основу фундаментального закона – закона чистоты гамет.

Экспериментальные исследования и теоретический анализ результатов скрещиваний, выполненные Менделем, опередили развитие биологии более чем на четверть века. В 1865 г. Г. Мендель доложил результаты своих исследований на заседании общества естествоиспытателей г. Брно и позже опубликовал в «Трудах» этого общества. Однако эта работа Г.Менделя, не привлекла внимания современников. Она оставалась забытой в течение 35 лет.

Датой рождения генетики принято считать 1900 г., когда независимо друг от друга три ботаника: повторили открытие Г. Менделя. Ими были Гуго Де Фриз (Голландии), проводивший опыты с маком и другими растениями, Карл Эрих Корренс (Германии) изучавший расщепление признаков у кукурузы и Эрих фон Чермак (Австрия) (рис. 1.6-1.8) анализировавший наследование признаков у гороха. Сравнивая свои результаты с результатами исследований других учёных, эти исследователи обнаружили забытую работу Менделя. Они были поражены сходством результатов Г. Менделя с результатами, полученными ими. Эти исследователи высоко оценили глубину и значение сделанных Г. Менделем выводов. Поэтому при публикации своих данных, они специально подчёркивали, что их результаты полностью подтверждают выводы, сделанные Г. Менделем.



Рис. 1.6. Гуго Де Фриз (1848-1935).



Рис. 1.7. Карл Эрих Корренс (1864-1933).



Рис. 1.8. Эрих фон Чермак (1871-1962).

С 1900 года генетика прошла ряд этапов развития. Каждый из них характеризовался преобладающими в то время направлениями исследований. Все этапы развития науки тесно взаимосвязаны, так как переход от одного этапа к последующему становился возможным благода-

ря открытиям, сделанным на предыдущем этапе. В то же время на каждом новом этапе вместе с разработкой новых направлений продолжались исследования проблем, поставленных в предыдущие этапы. Поэтому границы между этапами развития генетики условны. С этой оговоркой историю генетики разделяют на пять основных этапов [Дубинин Н.П., 1985]: первый этап – с 1900 г. по 1910 г.; второй этап – с 1910 г. по 1920 г.; третий этап – с 1920 г. по 1940 г.; четвёртый этап – с 1940 г. по 1953 г. и, наконец, пятый этап – с 1953 г. и по настоящее время. С.М.Гершензон [1979] границы этих периодов очерчивают несколько иначе: 1900-1912 гг., 1912-1925 гг., 1925-1940 гг., 1940-1955 гг. и с 1955 г. по настоящее время.

1.3.2.1. Первый этап развития генетики (1900-1910)

После повторного открытия законов Менделя началась эпоха классической генетики. Первый период характеризуется интенсивным развитием менделизма, подтверждением открытых Г. Менделем законов наследственности всё новыми гибридологическими опытами, проведенными в разных странах на различных растениях и животных. В результате этих экспериментов стало ясно, что законы, установленные Г.Менделем имеют универсальный характер. За эти годы генетика сформировалась как самостоятельная биологическая наука и получила широкое признание. Название «генетика» (от латинского слова *geneo* – порождать) предложил для этой молодой науки в 1905 г. английский ученый Уильям Бэтсон (рис. 1.9). Чуть позже сложились и такие важные генетические понятия, как ген, генотип, фенотип. Эти термины были предложены в 1909 г. датским генетиком Вильгельмом Людвигом Иогансеном (рис. 1.10).



Рис. 1.9. Уильям Бэтсон
(1861-1926)



Рис. 1.10. Вильгельм
Людвиг Иогансен (1857-

1927).

В эти же годы зародились и некоторые новые важные направления генетических исследований, которые получают свое развитие только в последующие периоды. К этим направлениям следует отнести наметившийся к этому времени синтез накопленных сведений о хромосомах клеточного ядра, митозе и мейозе с одной стороны и данными генетики, с другой. Уже в 1902 г. два ученых – Т. Бовери в Германии и В. Сеттон в США – одновременно обратили внимание на параллелизм в поведении хромосом при мейозе и оплодотворении с наследованием признаков по законам Менделя, что послужило предпосылкой создания хромосомной теории наследственности.

В 1903 г. появилась работа В. Иогансена «Наследование в популяциях и чистых линиях». Путем самоопыления фасоли в линиях, каждая из которых происходила от одного исходного растения, В. Иогансен получил так называемые чистые линии. Все особи в таких линиях имели одинаковое наследственное содержание. Однако, произрастая на грядках под влиянием различных факторов среды, они оказывались разными по весу зерна, по росту и другим признакам. Получая потомство от крайних вариантов, В. Иогансен убедился, что эти отклонения не передавались потомкам, все они оказались ненаследуемыми модификациями. Опираясь на полученные факты, он четко отделил наследственные факторы, определяющие тот или иной признак или свойство, от самих этих признаков и свойств.

На этом же начальном этапе развития генетики выяснилось, что существуют признаки, наследование которых не соответствует законам Менделя. Так, английские генетики Уильям Бэтсон (рис. 1.9) и Реджиналд Пеннет в 1906 г. в опытах с душистым горошком обнаружили явление сцепленного наследования признаков. Другой английский генетик Л. Донкастер в том же 1906 году в опытах с бабочкой крыжовенной пяденицей открыл наследование, сцепленное с полом. В обоих случаях наследственная передача признаков скрещиваемых форм происходила явно не так, как это требовалось по законам Менделя. Число разнообразных примеров обоих этих типов отклонения от менделевского наследования затем стало быстро накапливаться. Позже было установлено, что никакого противоречия с менделизмом в этих отклонениях нет. Эти кажущиеся противоречия устраняются хромосомной теорией наследственности.

Уже на первом этапе развития генетики, прежде всего благодаря работам В. Бэтсона с курами, кроликами и мышами, стало ясно, что генотип – это не набор независимых в своем действии отдельных генов. Было показано, что гены в своем действии взаимно обусловлены и что развитие любого признака связано с действием целого ряда генов.

Вместе с тем, особенности развития зависят и от условий среды. Признаки организма, его фенотип являются результатом взаимодействия наследственности и среды.

Успешному развитию генетики способствовало обоснование мутационной теории. В 1899 г. русский ботаник, профессор Томского университета С. И. Коржинский опубликовал монографию «Гетерогенезис и эволюция». В ней он привёл ряд примеров наследственной изменчивости признаков у растений и высказал мысль, что причиной появления новых наследственных свойств могут быть только единичные изменения внутренних основ наследственности. Примерно в то же время (1901 г.) голландец Гуго де Фриз в посевах энотеры обнаружил растения с единичными наследственными отклонениями. Он обосновал теорию мутаций, согласно которой новые наследственные признаки возникают в результате внезапных изменений дискретных единиц, входящих в материальные основы наследственности. Для обозначения случаев появления наследственных отклонений Г. де Фриз ввел термин «мутация».

В 1909 г. К. Корренс опубликовал работу о наследовании ряда признаков через пластиды. Это исследование стало источником изучения внеядерной, или цитоплазматической, наследственности. Поскольку законы передачи пластид и других цитоплазматических элементов, несущих молекулы ДНК, отличаются от менделевских законов передачи хромосом, они получили название неменделевской наследственности.

На этом начальном этапе развития генетики появились первые попытки объяснить закономерности эволюции с генетических позиций. В 1908 г. Г. Харди и В. Вайнберг показали, что менделевские законы объясняют процессы распределения генов в популяциях.

В 1909 г. А. Гаррод обнаружил, что у человека болезнь алкаптоурии является врожденной ошибкой метаболизма. Это открытие явилось источником биохимической генетики.

1.3.2.2. Второй этап развития генетики (1910-1920)

Главной отличительной чертой второго этапа развития генетики было создание и утверждение хромосомной теории наследственности. Ведущая роль в создании этой теории принадлежит экспериментальным работам американского генетика Томаса Гента Моргана (рис. 1.11) и трех его учеников – Альфреда Стертеванта (1871-1970), Калвина Бриджеса (1889-1938) и Германа Мёллера (1890-1967). В этих экспериментах, проведенных на дрозофиле, было показано, что наследственные задатки – гены – лежат в хромосомах клеточного ядра и что передача наследственных признаков определяется судьбой хромосом

при созревании половых клеток и оплодотворении. Генетические работы школы Т. Моргана помогли значительно глубже понять структуру хромосом, чем это позволяли только цитологические исследования. Сотрудники Т. Моргана научились строить хромосомные карты с указанием точного расположения на них разных генов. Первую такую карту составил А. Стертевант для одной из хромосом дрозофилы. На основе хромосомной теории наследственности был доказан хромосомный механизм определения пола. Главную роль в этом сыграли работы Т. Моргана и американского цитолога Э. Вильсона. В это же время начались и другие работы по генетике пола. Особое значение в этой области имели исследования немецкого генетика Р. Гольдшмидта.

Хромосомная теория наследственности была крупнейшим достижением биологии. Все дальнейшее развитие генетики проходило в свете этой теории. Кроме того, хромосомная теория оказала сильное влияние на цитологию, эмбриологию, биохимию, эволюционное учение. Позже она послужила одной из предпосылок зарождения и становления современной молекулярной биологии.

В этот период начинаются исследования генетики количественных признаков. В работах Г. Нильсона-Эле, Е. Иста и других было установлено, что наследование количественных признаков также подчиняется законам Менделя.

На втором этапе формирования генетики стали быстро развиваться некоторые генетические направления, важные для сельского хозяйства. Среди них работы по выяснению природы гетерозиса, по сравнительной генетике культурных растений, по межвидовой гибридизации плодовых растений. Активно велись исследования частной генетики разных видов культурных растений и домашних животных. Результаты этих исследований имели большое значение для разработки генетических основ селекции, семеноводства и племенного дела.

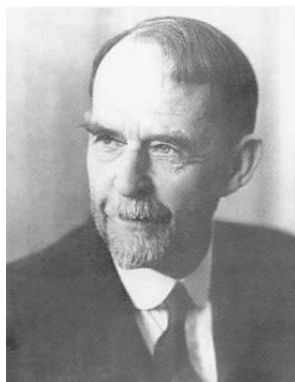


Рис. 1.11. Томас Гент Морган (1861-1945)

К рассматриваемому (второму) периоду относится становление генетики в нашей стране. В двадцатые годы прошлого столетия в России сложились три генетические школы, возглавляемые крупными учеными – Николаем Константиновичем Кольцовым (рис. 1.12), Юрием Александровичем Филипченко (рис. 1.13) и Николаем Ивановичем Вавиловым (рис. 1.14). Эти школы сыграли важную роль в широком

развертывании в России исследований по общей и прикладной генетике.

Николай Константинович Кольцов впервые применил физические методы исследований при изучении живой клетки. Он первым организовал генетические исследования в России (Советском Союзе, 1921 г.) и впервые поставил в своих работах (1927-1935 гг.) ряд проблем, лежащих ныне в основе молекулярной генетики. Он обозначил проблемы строения и функционирования субклеточных структур, строения хромосом, характера и природы мутационного процесса и др. Н. К. Кольцову принадлежит гипотеза, согласно которой хромосомы представляют собой гигантские наследственные молекулы, звеньями которых являются гены.

Автором первых учебников по генетике в нашей стране был Юрий Александрович Филипченко (1882-1930 гг.), первый профессор, читавший в 1914 г. курс генетики студентам Петербургского университета.

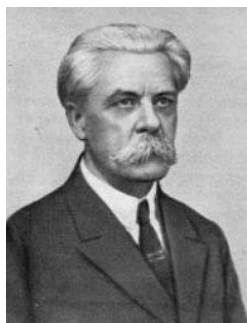


Рис. 1.12. Николай Константинович Кольцов (1872-1940)

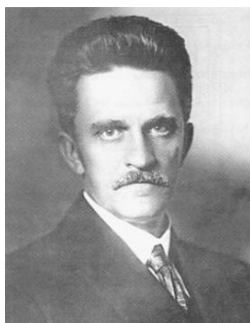


Рис. 1.13. Юрий Александрович Филипченко (1882-1930)



Рис. 1.14. Николай Иванович Вавилов (1887-1943)

Кольцов в Москве, Филипченко и Вавилов в Санкт-Петербурге привлекли к сотрудничеству ряд выдающихся биологов. В короткий срок была налажена плодотворная научная работа по многим проблемам генетики, пропаганда генетических знаний, преподавание генетики в университетах, издание оригинальных и переводных пособий по генетике. Вскоре генетические лаборатории были созданы и в других городах России. Достижения российских генетиков стали во все возрастающей степени использовать в практической работе растениеводов и животноводов.

1.3.2.3. Третий этап развития генетики (1920-1940)

Третий этап истории генетики (1920-1940 гг.) ознаменован открытием возможности искусственно вызывать мутации. О существовании внезапных наследственных изменений – мутаций знал еще Ч. Дарвин. Мутации интенсивно изучал на заре генетики Г. Де Фриз. Вслед за ним генетики уделяли изучению возникших мутаций большое внимание. Однако причины мутаций оставались неизвестными. Довольно широко было распространено мнение, восходившее к взглядам Вейсмана и Г. Де Фриза. Согласно этим представлениям мутации возникают в организме самопроизвольно, под влиянием внутренних причин, и не зависят от внешних воздействий. Эта концепция была ошибочной. Она давала повод для неверных предположений относительно движущих сил эволюции. Позже она была опровергнута работами по искусственному вызыванию мутаций.



Рис. 1.15. Герман Мёллер (1890-1967)

Первые данные о том, что мутации можно вызвать искусственно, были получены в 1925 г. в России Г.А. Надсоном и Г.С. Филипповым в опытах по облучению дрожжей радием. Решающие доказательства возможности экспериментального индуцирования мутаций получил в 1927 году Г. Мёллер (рис. 1.15) в опытах по воздействию на дрозофилу рентгеновских лучей. Работа Г. Мёллера вызвала большое число эксперимен-



Рис. 1.16. Александр Сергеевич Серебровский (1892-1948 гг.)

тальных исследований, проведённых на разных видах растений и животных. Результаты этих работ показали, что ионизирующие излучения обладают универсальным мутагенным действием. Затем были обнаружены мутагенные свойства ультрафиолетовых лучей и высокой температуры. Следом появились сведения о том, что мутации вызывают некоторые химические вещества. Первые химические мутагены были открыты в 30-х годах в России работами В.В. Сахарова, М.Е. Лобашева и С.М. Гершензона с сотрудниками. Через несколько лет это направление приобрело широкий размах, особенно благодаря исследованиям И.А.

Рапопорта в России и Ш. Ауэрбах в Великобритании.

Исследования в области экспериментального мутагенеза привели к быстрому прогрессу в познании закономерностей мутационного процесса. Они же способствовали выяснению ряда вопросов, касающихся тонкого строения гена. Из российских исследователей следует отметить А.С. Серебровского (рис. 1.16) получившего данные, доказывающие сложное строение гена. Обнаружение мутагенного эффекта радиации и химических веществ открыло новые перспективы практического использования достижений генетики. В разных странах начались работы по применению радиации для создания новых форм культурных растений и животных. В России инициаторами такой «радиационной селекции» были генетики А.А. Сапегин и Л.Н. Делоне.

На этом же третьем этапе истории генетики возникло направление, ставящее целью изучение генетических процессов в эволюции. Основополагающие работы в этой области были выполнены английскими генетиками Р. Фишером и Дж. Холдэйном, американским генетиком С. Райтом и российским генетиком С.С. Четвериковым (рис. 1.17). Эти ученые,



Рис. 1.17. Сергей Сергеевич Четвериков (1880–1959 гг.)

опираясь на большой фактический материал, убедительно показали, что генетические данные подтверждают и подкрепляют основные принципы дарвинизма. В формировании эволюционной генетики большую роль сыграли работы С. С. Четверикова и его сотрудников, осуществивших на нескольких видах дрозофил первые экспериментальные исследования генетического строения природных популяций. Очень успешно и в широком масштабе продолжалось и возглавляемое Н. И. Вавиловым изучение сравнительной генетики и эволюции возделываемых растений. Следует особенно отметить работу сотрудника Вавилова,

талантливого генетика Сергея Дмитриевича Карпеченко (1899-1942 гг.) (рис. 1.18), который экспериментально воспроизвел один из способов образования новых видов у растений. С.Д. Карпеченко добился больших успехов в создании отдаленных гибридов и в 1935 г. опубликовал монографию «Теория отдаленной гибридизации». Его работы по отдаленной гибридизации растений в ряду аналогичных работ по своему значению стоят на первом месте. (С.Д.Карпеченко был арестован НКВД в 1940 г. и погиб в тюрьме в 1942).

В 1933 г. Т. Пайнтер установил генетическое значение гигантских хромосом из клеток слюнных желез дрозофилы. В 1934 г. М. Шлезин-

гер показал, что фаг состоит из ДНК и белков. В 1939 г. работа Е. Эл-лиса и М. Дельбрюка начала современную эпоху исследований по ге-нетике фагов. Они установили, что фаг проникает в бактерию, раз-множается в ней и затем лизирует ее.

Период с двадцатых годов по сороковые годы прошлого столетия были временем стремительного развития генетики в России. Эти успе-хи связаны с деятельностью крупнейших российских ученых и их школ: Н.И. Вавилова, Н.К. Кольцова, С.С. Четверикова, А.С. Сереб-ровского, Ю.А. Филипченко, С.Г. Навашина, И. В. Мичурина и др.

В начале двадцатых годов Н.И. Вавилов обосновал закон гомоло-гических рядов в наследственной изменчивости. В то время широко была принята идея об абсолютной случайности мутаций. Н. И. Вави-лов, обнаружив сходные мутации у разных видов, установил, что возникновение мута-ций зависит от генетических свойств орга-низмов. Он показал, что при селекции нуж-ные признаки следует искать целенаправлен-но. Н.И. Вавилов открыл мировые центры происхождения растений, в которых нахо-дятся ценнейшие для селекции наборы генов. Созданная под руководством Н.И. Вавилова мировая коллекция культурных растений и их диких предков стала источником для вы-ведения многих сотен новых сортов самых различных культур. Вокруг Н.И. Вавилова сплотились выдающиеся генетики и цитоло-ги. Талантливый ученик Н.И. Вавилова Г.Д. Карпеченко (1.18) путем удвоения хромосом впервые преодолел стерильность гибридов, полученных при скрещивании далеких видов растений. В 1927 г. он создал плодовой межродовой гибрид, скрестив редьку и капусту. Метод удвоения хромосом у гибридов стал классическим для селекции и при экспериментальном воспроизведении процессов происхождения ряда видов.



Рис. 1.18. Георгий Дми-триевич Карпеченко (1899-1942)

Сергей Гаврилович Навашин (1857-1930) разработал общее уче-ние о структуре хромосом и процессах оплодотворения у растений. Его ученик М.С. Навашин исследовал кариотипы различных видов и структурные мутации хромосом. Г.А. Левитский в 1931 г. обосновал фрагментационную теорию появления структурных мутаций хромо-сом. Его книга «Материальные основы наследственности» оставила глубокий след в развитии генетики нашей страны. Он ввел в науку термин «кариотип».

Огромный вклад в развитие российской генетики внесла школа Н. К. Кольцова. В 1927 г. Н.К. Кольцов высказал мысль, что при изучении явлений наследственности нельзя ограничиваться хромосомным уровнем; объектом исследований должны быть молекулы, из которых построено наследственное вещество, входящее в состав гена. В соответствии со своим временем он считал, что гены в хромосомах представлены молекулами белка. Главным в учении Н.К. Кольцова была идея сохранения свойств генов на основе их самоудвоения: дочерний ген появляется в виде молекулярной копии исходного гена. Такая ауторепродукция может осуществляться только при снятии копий с исходной матрицы благодаря физико-химическим процессам. В отношении молекул генов Н. К. Кольцов сформулировал принцип «*omnis molecula ex molecula*» – каждая молекула от молекулы. Этот матричный принцип самоудвоения был идейным источником последующего развития молекулярной генетики.

Теоретические и экспериментальные работы Сергея Сергеевича Четверикова (1926, 1929) положили начало современной генетики популяций.



Рис. 1.19. Георгий Адамович Надсон (1867-1940)

А.С. Серебровский (1929) выдвинул идею о геногеографии и разработал генетические методы селекции домашних животных. В Ленинградском университете сложилась генетическая школа Ю.А. Филипченко, успешно изучавшая изменчивость организмов. Ю.А. Филипченко принадлежит честь написания первого учебника по генетике для высших учебных заведений. Труды И.В. Мичурина обогатили теорию и практику селекции. Этот выдающийся селекционер показал значение отдаленной гибридизации для выведения новых сортов растений.

В 1925 г. Г.А. Надсон (рис. 1.19) совместно с Г.С. Филипповым в опытах с дрожжами впервые показали возможность искусственного получения мутаций под действием ионизирующего излучения. В 1929–1930 гг. А.А. Сапегин, Л.Н. Делоне получили радиомутанты у пшеницы, показав значение нового метода для селекции растений.

В 1928 г., в лаборатории Г.А. Надсона, М.Н. Мейсель с помощью хлороформа, каменноугольной смолы и цианистого калия индуцировал мутации в клетках дрожжей. После работ М.Е. Лобашева, В. В. Сахарова, С. М. Гершензона, появившихся в 30-х годах, возможность

химической индукции мутаций в 50-х годах окончательно была доказана опытами Ш. Ауэрбах и И.А. Рапопорта.

Индукцированные мутации оказались незаменимым материалом при изучении структуры гена. В 1928–1932 гг. Н.П. Дубинин, А.С. Серебровский и другие ученые, работавшие в лаборатории А. С. Серебровского, в опытах с дрозофилой показали, что ген дробим: он состоит из мелких структурных единиц, расположенных в линейном порядке. Выяснилось, что мутации касаются не гена в целом, а лишь отдельных указанных единиц. Открытие сложного строения гена опровергало принятую в то время концепцию, то ген элементарен и неделим.

В этот период отечественные учёные С.Г. Левит и С.Н. Давиденков организовали проведение широких исследований по генетике человека.

1.3.2.4. Четвёртый этап развития генетики (1940-1953)

Наиболее характерными чертами этого этапа истории генетики было развитие работ по генетике физиологических и биохимических признаков и вовлечение в круг генетических экспериментов совершенно новых для генетики объектов – микроорганизмов и вирусов. Это имело большое значение, так как резко повысило разрешающую способность генетического анализа и позволило исследовать многие ранее недоступные стороны генетических явлений.

Изучение биохимических процессов, лежащих в основе формирования наследственных признаков разных организмов (дрозофилы, плесени нейроспоры, бактерии кишечной палочки и др.) позволило установить, как действуют гены.

В 1941 г. американские генетики Дж. Бидл (рис. 1.20) и Э. Тейтум (рис. 1.21) опубликовали короткую статью «Генетический контроль биохимических реакций у *Neurospora*», в которой сообщили о первых генетических экспериментах на микроорганизмах. В статье были описаны биохимические мутации у нейроспоры. Результаты исследований привели Дж. Бидла и Э. Тейтума к важному обобщению, согласно которому всякий ген определяет синтез в организме одного фермента. Эта формула: «один ген – один фермент» была впоследствии уточнена и стала звучать: «один ген – один белок» или, ещё точнее, «один ген – один полипептид». Биохимические мутации стали важнейшим инструментом для анализа действия генов на от-



Рис. 1.20. Джордж Уэлс Бидл (1903-1989).

дельные звенья биохимических синтезов. Л. Полинг в 1949 г. показал, что причина болезни человека – серповидноклеточной анемии – коренится в изменениях молекулы гемоглобина. Он назвал это явление молекулярными болезнями.



Рис. 1.21. Э. Тэйтум

чению тонкого химического строения, путей биосинтеза и биологических функций нуклеиновых кислот. Поэтому работы О. Эвери и сотрудников явилась отправной точкой развития молекулярной генетики и всей молекулярной биологии. К числу наиболее важных результатов, достигнутых в этом направлении к концу рассматриваемого (четвёртого) периода следует отнести установление того, что инфекционным элементом вирусов служит их нуклеиновая кислота, открытие в 1952 г. американскими генетиками Дж. Ледербергом и М. Зиндером явления трансдукции (переноса бактериофагами генов бактерий), и особенно выяснение в 1953 г. английским физиком Ф. Криком (рис. 1.22).

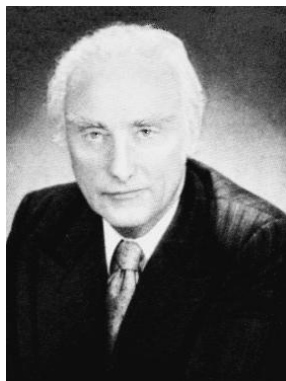


Рис. 1.22. Френсис Крик

Большие успехи были достигнуты в генетических и цитологических исследованиях различных наследственных болезней человека. Эти успехи стали возможными в значительной степени благодаря прогрессу биохимической генетики. Они привели к тому, что сложилось и окрепло новое направление, получившее название медицинской генетики, ставящее своей основной целью профилактику наследственных дефектов человека, в том числе предупреждение возникновения вредных мутаций от воздействия радиации и химических мутагенов.

Получили дальнейшее развитие работы по генетике природных популяций. Особенно интенсивно они проводились в США Ф. Добржанским с сотрудниками и в России Н. П. Дубининым с сотрудниками. В эти же годы появились первые высокопродуктивные сорта культурных растений, созданные на основе мутаций, искусственно вызванных радиацией, начались попытки применять для этого химические мутагены, были широко внедрены в сельскохозяйственную практику генетические методы использования гетерозиса.

В России в начале рассматриваемого периода генетические исследования развивались успешно и продолжали занимать одно из ведущих мест в мире. Однако в России (СССР) ещё в середине 30-х годов стали пропагандироваться, а с середины 40-х годов получили широкое распространение взгляды Т.Д. Лысенко, полностью отрицавшего законы Менделя, хромосомную теорию наследственности, учение о мутациях, а также ряд основных положений дарвинизма. Максимальное выражение эти антинаучные взгляды получили на августовской (1948 г.) сессии ВАСХНИЛ. С этого времени и до начала 60-х годов генетика в Советском Союзе считалась «буржуазной лженаукой». Через две недели после августовской сессии ВАСХНИЛ министром высшего образования С.В. Кафтановым были уволены или отстранены от преподавания сотни профессоров и преподавателей высшей школы, разделявших научные взгляды генетиков [Голубовский, 1990].

После августовской сессии ВАСХНИЛ были закрыты все генетические лаборатории. Многие выдающиеся исследователи оказались в лагерях ГУЛага. Например, известный советский генетик В.П. Эфроимсон на лекциях студентам биофака Харьковского университета резко критиковал взгляды Т.Д. Лысенко. Специальная комиссия Минвуза во главе с А.В.Топчиевым (будущий главный учёный секретарь Президиума АН СССР в 1950-1959 гг. и вице-президент в 1960-1963 гг.) изгнала В.П. Эфроимсона из университета. Его докторская диссертация, успешно защищённая и уже утверждённая Высшей Аттестационной Комиссией СССР в 1947 г., была задержана; степень доктора была присуждена В.П. Эфроимсону только спустя 15 лет. В 1949 г. В.П. Эфроимсона арестовывают и заключают в один из казахстанских концлагерей, где он пробыл до 1955 года [Голубовский, 1990]. В тюрьме ГУЛага погиб в 1943 году и наш крупнейший ученый, генетик с мировым именем Н. И. Вавилов.

Временная популярность воззрений Т.Д. Лысенко и его сторонников в партийно-правительственном аппарате СССР объяснялась в значительной мере обещаниями, что даваемые ими рекомендации быстро приведут к резкому повышению урожайности сельскохозяйственных растений и продуктивности домашних животных. Практика показала полную несостоятельность этих рекомендаций. В итоге к концу 50-х годов ошибочность антигенетических концепций Лысенко стала очевидной даже для тех руководителей государства, кто его поддерживал. Но пока это произошло, генетические исследования в нашей стране оказались остановленными, прекратилась подготовка генетиче-

ских кадров, не издавалась литература по генетике. Возрождение генетики в России (СССР) началось только в начале 60-х годов, когда биология освободилась от господства воззрений Лысенко. По оценкам современных ученых и историков науки взгляды Т.Д. Лысенко были близки средневековым.

1.3.2.5. Пятый, современный этап развития генетики (с 1953)

Пятый этап развития генетики продолжается с 1953 г. по настоящее время.

Начало современному периоду развития генетики положило открытие в 1953 г. английским физиком Френсисом Криком (рис. 1.22) и американским химиком Джеймсом Уотсоном (рис. 1.23) структуры молекул ДНК. Эта работа Ф. Крика и Дж. Уотсона сыграла выдающуюся роль во всем последующем развитии молекулярной генетики и молекулярной биологии.

Для современного этапа истории генетики наиболее характерно исследование генетических явлений на молекулярном уровне. Этот путь диктовался всем предыдущим развитием генетики. Она все глубже проникала в природу генетических процессов. Переход к работе на молекулярном уровне стал возможным благодаря внедрению в генетику новых химических, физических и математических подходов и методов. Разработка же этих методов в свою очередь была связана с прогрессом техники, созданием промышленностью весьма многих совершенных приборов и производством сложных реактивов.



Рис. 1.23. Джеймс Уотсон

В этот новейший этап развития генетики были сделаны выдающиеся открытия, которые сыграли большую роль в прогрессе генетики и всей биологии. Было установлено, что гены представляют участки гигантских полимерных молекул нуклеиновых кислот и различаются числом и порядком входящих в их состав нуклеотидов.

Работы американского биохимика Эрвина Чаргаффа (рис. 1.24) показали, что строение ДНК основано на парности оснований ($A=T$; $C=G$). Английский биофизик Морис Уилкинс (Лауреат Нобелевской премии 1962 г.) с помощью рентгеноструктурного анализа установил двунитевое строение молекул ДНК. Весь этот комплекс биологических и физико-химических знаний привел в 1953 г. Дж. Уотсона и Ф. Крика к

построению двуцепочечной спиральной структуры молекулы ДНК и ее генетической интерпретации. Эта работа явилась переломной для развития биологии XX века. Генами оказались относительно небольшие наборы нуклеотидов в длинных полинуклеотидных цепях, ауторепродукция оказалась свойством двойной спирали молекулы ДНК при превращении каждой из полинуклеотидных цепей в матрицу, на которой синтезируется идентичная (комплементарная) дочерняя молекула ДНК.

Совместными усилиями генетиков, физиков и биохимиков было выяснено, что наследственная информация закодирована в химической структуре генов. При наличии только четырех оснований, входящих во все гены, было очевидно, что их информация должна реализоваться только через генетический код. В конце 50-х – начале 60-х годов Ф. Жакоб, Ж. Моно, А. Львов, Ф. Крик, С. Очоа, М. Ниренберг и другие исследователи разрешили проблему генетического кода и переноса генетической информации с молекул генов в цитоплазму, где идет синтез белков.



Рис. 1.24. Эрвин Чаргафф

В 1957 г. В.М. Ингрэм установил, что молекулярная болезнь серповидноклеточная анемия у человека возникает при мутации в гене гемоглобина путем замены всего лишь одного нуклеотида. В 1960 г. А. Леван и Дж. Тио установили число хромосом для человека, равное 46 хромосомам. Эти две работы начали новый этап молекулярных и цитогенетических исследований человека.

В 1969 г. в США Г. Хорана с сотрудниками синтезировали химическим путем (вне организма) первый простой по своей структуре ген. В начале 1970-х годов в нескольких американских лабораториях, а затем в лабораториях других стран, в том числе – в России (СССР), с помощью особых ферментов были синтезированы вне организма несколько более сложных генов позвоночных животных. На модельных объектах – на бактериях и культурах клеток млекопитающих удалось осуществить введение в клетку определенного гена и этим изменить в желаемую сторону ее наследственные свойства.

Многое удалось сделать для понимания молекулярных механизмов мутаций. Благодаря этому были обнаружены и изучены новые мощные химические мутагены («супермутагены»). Их эффективно использовали в селекционной практике. В 70-е годы возникло учение о

мутагенах в среде, окружающей человека, и сформулирована фундаментальная проблема о возможной их угрозе наследственности человечества в будущем. Одновременно значительно продвинулись работы, направленные на ограждение генома человека от физических и химических мутагенных факторов окружающей среды. Существенно углубились сведения о молекулярных основах генетической регуляции процессов индивидуального развития организмов.

Новая революция в генетике произошла в середине 70-х гг. Она была связана с новым синтезом знаний, полученных генетиками разных направлений: молекулярной и биохимической генетики, генетики бактериофагов, бактерий и плазмид, генетики дрожжей, млекопитающих и дрозофилы. Используя знания об организации наследственного аппарата различных модельных объектов, генетики разработали технологии манипуляций с генами, которые позже получили название генной инженерии.

В конце 70-х гг. завершилась долгая история открытия мобильных элементов генома (МЭГ) – обязательных непостоянно локализующихся компонентов любого генома. В конце 40-х гг. Б. Мак-Клинтон открыла систему мобильных элементов *Ac-Ds* у кукурузы и установила закономерности их перемещений. Однако в то время открытие Б.Мак-Клинтон не нашло широкого отклика у генетиков. В 1976 г. ДНК мобильных элементов дрозофилы была выделена и клонирована группами Г. П. Георгиева и В. А. Гвоздева в России и Д. Хогнесса в США. Кроме теоретических знаний о существовании столь специфической фракции генома, понимание механизмов перемещения МЭГ оказалось решающим в создании метода трансформации у эукариот.

В конце 70-х годов генетики разработали метод искусственного клонирования больших фрагментов ДНК. Это позволило размножать «в пробирке» нужные для исследований фрагменты ДНК. В середине 80-х годов был предложен ещё один метод клонирования ДНК – метод полимеразной цепной реакции (ПЦР). Он позволяет синтезировать необходимые фрагменты ДНК и затем многократно увеличивать число их копий. Этот метод даёт возможность из незначительных количеств ДНК (из одного ядра или даже из одного гена) нарабатывать количества, необходимые для биохимического анализа. Метод уже очень широко используется, и не только в молекулярной биологии, но и в истории, этнографии и криминалистике. Например, используя ничтожные количества ДНК, содержащиеся на саркофагах и покрывалах мумий или костях предков человека, оказалось возможным наработать объёмы ДНК, после анализа которых были сделаны интересные выводы о формировании, эволюции и миграциях предков современных людей. Используя метод ПЦР для анализа ДНК из клеток, собранных на уликах, и сравнивая её с ДНК жертв и преступников, раскрывают различ-

ные преступления. ПЦР-анализы ДНК были решающими при идентификации останков семьи последнего российского императора Николая II.

Используя методы секвенирования ДНК, в 90-х гг. большие группы ученых исследуют геномы уже более чем 50 видов. В 1992 г. консорциум ученых (146 человек из 35 европейских лабораторий) сообщил о секвенировании последовательностей нуклеотидов в 3-й хромосоме дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. В 1995 г. были опубликованы сведения о расшифровке геномов первых бактерий – *Haemophilus influenza* и *Mycoplasma genitalium*. В 1997 г. были секвенированы геном бактерии *Escherichia coli* и уже полностью – геном дрожжей *S. cerevisiae*. В феврале 1999 г. был секвенирован геном нематоды *Caenorhabditis elegans*. В марте 2000 г. группа из 200 ученых сообщила о расшифровке генома дрозофилы. Весной 2000 г. английские ученые из Кембриджа заявили, что в основном секвенировали геном человека. В начале 2001 г. геном человека был расшифрован практически полностью большой группой ученых из фирмы Celera (США).

После того как было открыто явление переноса генетической информации (трансформации) у прокариот (в 1944 г.), постоянно предпринимались попытки осуществить такой перенос у эукариот. В 1980 г. первые трансгенные мыши были получены инъекцией клонированной ДНК в пронуклеус оплодотворенного яйца (Дж. Гордон и др.). В том же 1980 году была предложена методика эффективной трансформации культивируемых клеток млекопитающих микроинъекцией ДНК непосредственно в ядро.

Особую известность получили эксперименты по клонированию животных. Ещё в начале 40-х гг. Г. В. Лопашов осуществил первые пересадки ядер из некоторых клеток тритона в безъядерные фрагменты цитоплазмы яиц на стадии 1-2 бластомеров. Однако эта работа не была продолжена сначала из-за войны, а затем из-за полного запрета генетики в России. В 1962 г. английский ученый Дж. Гёрдон (J. Gurdon), решил выяснить, сохраняется ли в дифференцированных клетках тот же самый набор генов, который имеет зигота. Для этого он пересадил ядра из клетки кишечника головастика в яйцо лягушки, из которого было удалено собственное ядро. В результате из такой гибридной яйцеклетки развилась нормальная лягушка. Это свидетельствовало о том, что ядра соматических и половых клеток качественно идентичны. А раз так, то в результате каждой трансплантации ядра можно получать новое животное, а трансплантации многих ядер, получение из одного животного, дают много животных, т. е. их клоны. В 1997 г. группой ученых Шотландии во главе с А. Вилмутом с помощью методики ядерных трансплантаций была получена овца, всемирно известная Долли. В 1999 г. ученые из США клонировали мышь и корову, а в

марте 2000 г. на свет появились сразу пять клонированных поросят. По мнению авторов этой работы, человека можно будет клонировать к 2005 г., но первые клонированные дети появились уже в январе 2003 г.

Таким образом, всего за один век (если считать от момента переоткрытия законов Менделя в 1900 г.) генетика прошла путь от формирования представлений о дискретных элементах наследственности до создания новых живых организмов методами генетических манипуляций.

Современный этап развития генетики характеризуется ее многообразным комплексированием с химией, физикой, математикой, биохимией, физиологией, экологией и другими науками. Этот синтез привел к появлению многих разделов современной генетики: молекулярной, генетики вирусов, бактерий, цитогенетики, математической, радиационной, космической, биохимической генетики, генетики популяций, физиологической, эмбриологической, экологической генетики, иммуногенетики, эволюционной генетики, частной генетики отдельных видов растений, животных, микроорганизмов, человека и т.д. Все эти разделы современной генетики можно сгруппировать в пять основных направлений исследований.

1) Управление наследственностью и изменчивостью организмов. В течение XX в. селекция использовала генетические методы управления наследственностью и изменчивостью организмов. Знание генетических законов позволяет сознательно применять скрещивание и отбор. На их основе, используя рекомбинацию хромосом и естественные мутации, выводят высокопродуктивные сорта растений и породы животных. Разработаны методы искусственного получения полезных мутаций с помощью ионизирующего излучения, химических соединений и других воздействий. По запланированным моделям создан целый ряд сложных клеточных и хромосомных структур, что позволило получать новые сорта растений, породы животных и расы микроорганизмов. Ведутся интенсивные исследования в области генетической инженерии и биотехнологии. Здесь молекулярными методами решаются задачи изменения организмов по заранее заданной модели. Эти работы базируются на молекулярно-генетическом анализе организации и функции геномов разных форм.

2) Генетические основы индивидуального развития. При развитии особи от исходной клетки до старения и смерти взрослого организма, то есть в процессах онтогенеза, происходят закономерные, последовательные изменения морфологических, физиологических, биохимических и других свойств и признаков.

Внутренним механизмом жизнедеятельности и индивидуального развития служит действие генетической информации. В процессе развития гены программирование приобретают активность в разные хро-

ки, на разных этапах развития, в разных органах и тканях. При этом нельзя забывать, что развитие происходит в определенных условиях внешней среды. Выяснение сущности целостного развития особи на базе дифференцированной генной программы является одной из центральных проблем генетики.

3) **Генетические основы процессов эволюции.** Основные факторы эволюции организмов – это наследственность, изменчивость, естественный отбор. Ч. Дарвин высказал идею, что исходная наследственная изменчивость, опираясь на которую естественный отбор формирует организмы, обеспечивая этим эволюцию, не адекватна факторам среды. Ч. Дарвин назвал ее неопределенной. Эволюция видов происходит благодаря отбору наследственных уклонений и их комплексов, которые записываются в молекулах ДНК, преобразуя генетическую программу.

Исследования по генетике популяций обнаружили механизмы приспособительного «вписывания» организмов и генетических систем популяций в условия окружающей их среды, показали, каким образом естественный отбор создает приспособленность организмов в ответ на условия абиотической и биотической среды. В анализе этих вопросов особое место принадлежит экологической генетике. Адаптивная эволюция формирует генетические системы видов, которые на разных уровнях организации живого приобретают условия для специфических потоков наследственной изменчивости.

Изучение генетических основ эволюции имеет огромное значение для понимания ее движущих сил, для разработки теории селекции, работ по охране среды обитания человека и охраны природы.

4) **Генетика человека.** Человек произошел из царства животных, он обладает комплексом биологических особенностей, которые характеризуют всех представителей вида *Homo sapiens*. Изучение наследственности и изменчивости человека имеет огромное значение для понимания его происхождения, современной структуры человеческих популяций, наследственных патологий, для обеспечения его здоровья и здоровья будущих поколений. В последние десятилетия человек все в большей мере становится объектом генетических исследований, на нем выясняются самые глубокие вопросы как собственно генетики человека, так и вопросы общей, популяционной и молекулярной генетики.

5) **Генетические аспекты проблемы «человек и биосфера».** Успехи научно-технической революции связаны с глубоким влиянием человека на биосферу. Биосфера загрязняется физическими и химическими мутагенами, которые нарушают наследственность всех организмов. Изменения в экосистемах ставят под угрозу естественные сообщества организмов. Ликвидация генетических последствий антропо-

генных нарушений в экосистемах, реконструкция биосферы, сохранение и использование генетических ресурсов разных видов организмов для использования в работе селекционеров – вот важнейшие проблемы, над которыми работают ученые.

1.4. Возрастание роли генетики в развитии других наук и хозяйственной деятельности человека

Наследственность является неотъемлемым свойством каждого живого организма. Она определяет его развитие и жизнедеятельность от момента образования зиготы до смерти. Поэтому знание законов наследственности важно для всех специалистов, работающих с живыми организмами, – для медицинских и ветеринарных врачей, зоотехников, микробиологов, фитопатологов, агрономов.

Практическое значение генетики состоит в том, что она служит научной основой селекции полезных микроорганизмов, культурных растений и домашних животных, способствует успехам медицины. Все это делает знакомство с главными положениями современной генетики необходимым для плодотворной работы в любой области биологии, во многих отраслях сельского хозяйства и медицины.

По разным причинам практическое использование генетики в разных областях науки и производства не одинаково.

1.4.1. Роль генетики в развитии медицины

В настоящее время большое внимание уделяется изучению генетики человека. По степени изученности наследственности человек занимает первое место по сравнению с другими видами млекопитающих. Уже установлено более тысячи различных наследственных заболеваний человека. Для некоторой части этих болезней уже разработаны средства предотвращения вредного действия генов. В конце 2000 года был расшифрован геном человека и геномы нескольких видов лабораторных животных. Это позволит более эффективно разрабатывать методы профилактики наследственных патологий у человека.

В практике медицины, для медицинских и биологических исследований используются различные линии мышей, крыс, морских свинок, карликовых свиней и других лабораторных животных, созданные генетическими методами. Эти животные используются для моделирования патогенеза наследственных болезней. Теоретической основой такого моделирования является закон Н.И.Вавилова о гомологических рядах наследственной изменчивости (см. раздел «Мутационная изменчивость»). Большая заслуга генетики заключается в выяснении роли

наследственности в развитии у человека полигенных болезней с наследственной предрасположенностью.

1.4.2. Роль генетики в развитии биотехнологии и генетической инженерии

Очень эффективным оказалось использование генетики в технологии производства антибиотиков и других биологически активных веществ. Изменяя наследственный материал грибов, продуцирующих антибиотики, удалось повысить их способность к синтезу этих веществ более чем в 200 раз.

Методы генной инженерии позволяют генетически модифицировать высшие растения таким образом, что они начинают продуцировать такие вещества, которые ранее они синтезировать не могли. Примером могут служить генетически модифицированные рис и картофель. Рис является важнейшей пищевой культурой для значительной части человечества. Вместе с тем, в зерне риса очень мало витамина А. Генетикам удалось с помощью генной инженерии внедрить в геном риса ген моркови, кодирующий каротин (провитамин А). В результате был получен сорт риса с желтоватым зерном, содержащий большое количество провитамина А. Потребление такого риса позволяет людям избегать гиповитаминоза А.

Картофель – другая ценная пищевая культура. Однако растения картофеля сильно страдают от листоеда – колорадского жука. Генетики внедрили в геном картофеля специальный ген, благодаря которому растения стали синтезировать вещество, которое превращает листья в несъедобные для колорадского жука. В настоящее время появилось уже достаточно много генетически модифицированных сортов растений, которые имеют многие положительные качества, нехарактерные их природным сородичам. Учёные интенсивно разрабатывают методы генной инженерии животных и человека (см. раздел «Биотехнология»).

1.4.3. Роль генетики в развитии растениеводства

При участии фитопатологов генетики широко и успешно создают сорта растений наследственно устойчивые к грибковым и вирусным заболеваниям.

Разработанные генетикой практические предложения по повышению урожайности сельскохозяйственных растений широко внедряются в работу по их селекции. На основе генетических методов удвоения числа хромосом в клетке созданы новые высокоурожайные сорта растений. К числу таких форм относятся и односемянная сахарная свекла, бескосточковый виноград и арбуз, крупносемянные рожь и гречиха и др. Основная площадь посевов кукурузы в ряде стран занята высоко-

урожайными «гибридными» ее сортами, семена же для этих посевов получают с помощью разработанных генетикой методов селекции линий кукурузы и их скрещивания. В настоящее время создана возможность более простого и более экономичного получения «гибридных» семян кукурузы и ряда других злаковых растений путем использования открытого генетиками наследственного фактора мужской стерильности растений и разработанной на этой основе методики получения таких семян.

1.4.4. Роль генетики в развитии животноводства

Всё большее внимание уделяется генетике в ветеринарии. Решаются иммуногенетические проблемы, важные для борьбы с инфекционными и инвазионными заболеваниями животных. Тем не менее, проблема иммунитета и селекции животных на устойчивость к заболеваниям в условиях крупных промышленных комплексов является одной из первоочередных в ветеринарии.

В зоотехнической практике установленные законы генетики находят широкое применение в пушно-меховом звероводстве и кролиководстве для получения более ценных по расцветке шкур. В птицеводстве распространен разработанный генетиками метод получения «гибридных линий» кур, сходный с методом получения «гибридной» кукурузы. Все наши птицефабрики получают яйцо и мясо от такой «гибридной» птицы.

Несколько сложнее непосредственное использование генетических методов при разведении медленно плодящихся животных. Для этих видов разработаны и совершенствуются методы изучения наследственности отдельных стад и особей: оценка наследственных качеств производителей по их потомству; анализ точности оценки наследственных качеств животных по их продуктивности и факторов, влияющих на точность этой оценки.

1.4.4.1. Возрастание роли селекционно-генетической профилактики болезней животных в условиях промышленной технологии

В настоящее время в условиях промышленной технологии животноводства всё большее значение приобретает селекционно-генетическая профилактика болезней животных. Содержание больших стад животных и использование для искусственного оплодотворения спермы небольшого количества элитных производителей ставят задачу всестороннего генетического анализа этих животных. Если такими анализами пренебречь, то возможно быстрое распространение в стаде вредных генных или хромосомных мутаций, которые нанесут большой

экономический ущерб хозяйству или отрасли в целом. В связи с этим одним из важных прикладных аспектов генетики является разработка методов ранней индикации носителей вредных генных и хромосомных мутаций.

1.4.5. Перспективы развития генетики и селекции животных

Главным направлением развития животноводства на ближайшую и более отдалённую перспективу является интенсификация производства продукции. Основой этой интенсификации является ускорение генетического совершенствования животных. В свою очередь генетическое совершенствование пород возможно лишь при детальном знании структуры генома животных и особенностей его функционирования в условиях индустриального животноводства.

Сельскохозяйственная генетика достигла значительных успехов в создании высокопродуктивных пород животных. Вместе с тем остаются актуальными многие проблемы частной генетики основных видов домашних животных (крупный рогатый скот, свиньи, овцы, различные виды птиц). В этой области остаются недостаточно исследованными особенности генофондов различных пород, зональных типов и редких аборигенных популяций сельскохозяйственных животных.

Перспективным направлением развития частной генетики является совершенствование методов подбора и отбора производителей при создании новых генотипов животных с хозяйственно-ценными признаками. Требуют дальнейшего совершенствования методы прогноза результатов селекции сельскохозяйственных животных с использованием современной вычислительной техники.

Для успешного развития генетики сельскохозяйственных животных важно более детально изучить полиморфные группы крови, полиморфные белки и состав рестрикционных фрагментов ДНК различных видов и пород. Эти признаки могут быть использованы в качестве маркеров при картировании генов с неизвестной локализацией.

Очень важной проблемой частной генетики сельскохозяйственных животных является создание банков генов различных пород животных. Особенно важно это для редких, исчезающих аборигенных пород.

Некоторые гены, определяющие хозяйственно ценные признаки или устойчивость животных к заболеваниям, входят в своеобразные генные блоки, называемые коадаптированными генными комплексами. В будущем чрезвычайно важно изучить структуру этих коадаптированных генных комплексов и их роль в адаптации животных к условиям domestication и индустриального животноводства.

Промышленные технологии в животноводстве создают достаточно необычные для животных экологические условия обитания. Эти условия возникают из-за содержания животных в таких регионах, где раньше они не обитали, из-за высокой плотности популяций и высокого уровня стрессовых воздействий, связанных с транспортировкой, механизированным обслуживанием и использованием животных. Поэтому необходимо глубже изучить изменения, происходящие в генофондах видов, пород, зональных типов и популяций животных, адаптирующихся к различным экологическим (в т.ч. – антропогенным) факторам. Это позволит создавать формы, устойчивые к заболеваниям и неблагоприятным факторам окружающей среды (химическое, радиационное загрязнение, экстремальные климатические факторы).

Большинство хозяйственно ценных признаков домашних животных являются количественными признаками. Поэтому в будущем важно изучить механизмы генетической обусловленности и вариабельности количественных признаков. Вариабельность некоторых количественных признаков обусловлена полимерией генов. В связи с этим актуальной проблемой частной генетики является картирование генов путём гибридологического анализа, соматической гибридизации и клонирования фрагментов ДНК.

Экономически значимым аспектом частной генетики и селекции сельскохозяйственных животных являются цитогенетический анализ кариотипов пород, стад и отдельных производителей различных видов сельскохозяйственных животных. Выявление в стадах животных-носителей вредных хромосомных мутаций позволит избежать больших экономических потерь, связанных с пониженной жизнеспособностью и продуктивностью носителей таких мутаций.

Индустриализация животноводства сильно влияет на поведение домашних животных. В связи с этим очень важны исследования генетических основ поведения сельскохозяйственных животных.

Бурное развитие клеточной и геномной инженерии привело к активному их внедрению в генетику сельскохозяйственных животных. В связи с этим требует глубокого изучения вопрос о том, какие гены следует использовать для трансгеноза, и как они будут влиять на функционирование всего генома животного.

В настоящее время метод трансплантации ранних эмбрионов крупного рогатого скота уже достаточно широко внедрён в практику. В этой области актуальными являются исследования по пересадке ядер соматических клеток в энуклеированную зиготу. Уже известны результаты успешного клонирования мышей, овец, кошек. Перспективными являются работы по клонированию других видов сельскохозяйственных животных. Это резко повысит эффективность селекции.

Высокая продуктивность сельскохозяйственных животных зависит не только от их генотипа и условий содержания. В значительной мере на продуктивность сельскохозяйственных животных влияют симбиотические микроорганизмы. Генетики микроорганизмов создали штаммы кишечной палочки *E. coli*, продуцирующей большое количество незаменимых аминокислот лизина и треонина. Если вести в желудочно-кишечный тракт животных такие штаммы кишечной палочки, то животные развиваются эффективнее. Использование специальных симбионтных микроорганизмов для повышения продуктивности сельскохозяйственных животных является очень перспективным направлением в генетике.

Чрезвычайно актуальной областью исследований является создание трансгенных животных. Если генетикам удастся пересадить ген соматотропина в ядро зигот сельскохозяйственных животных и интегрировать его в геном, то можно ожидать положительный сдвиг в развитии таких признаков, как интенсивность роста и удой. При клонированной и пересадке генов, кодирующих выработку биологически активных регуляторов обмена веществ, открываются новые возможности для создания типов сельскохозяйственных животных с новыми качествами.

Вирусные заболевания приносят огромный ущерб животноводству. Методы генной инженерии открывают перспективу селекции животных на усиленный иммунитет к заболеваниям. Если же удастся встроить в геном сельскохозяйственных животных ген интерферона, то это, возможно, приведёт к созданию линий животных устойчивых к широкому спектру вирусных заболеваний. В настоящее время принципиально возможна пересадка генов, кодирующих синтез иммуноглобулинов. Это также открывает новые возможности для создания животных, устойчивых к инфекциям.

Ветеринария является широким полем для исследований в области клеточной и генной инженерии. Перспективными являются исследования проблемы борьбы с микроорганизмами, патогенными для сельскохозяйственных животных. Технология создания гибридам (гибридных клеток, культивируемых *in vivo*) нашла практическое применение для создания новых диагностических, профилактических и лечебных препаратов.

Для того чтобы изучать указанные проблемы и даже для того чтобы уметь пользоваться результатами подобных исследований в своей практической деятельности специалист сельского хозяйства должен хорошо знать генетику. Изучению этой дисциплины и будет посвящён наш курс.

Контрольные вопросы

1. Введение в генетику. Предмет, цели и задачи генетики.

1.1. Что является предметом изучения генетики?

1.2. Какие цели стоят перед генетикой?

1.3. Что называется наследственностью?

1.3.1. Что называется ядерной наследственностью?

1.3.2. Что называется цитоплазматической наследственностью?

1.3.1.1. Какие органоиды клетки обуславливают цитоплазматическую наследственность?

1.3.3. Какая наследственность называется сигнальной?

1.3.4. Чем различаются понятия «наследственность» и «наследование»?

1.4. Что называется изменчивостью?

1.4.1. Какая изменчивость называется ненаследственной?

1.4.1.1. Назовите синонимы понятия «ненаследственная изменчивость».

1.4.2. Какая изменчивость называется наследственной?

1.4.1.1. Какая изменчивость называется комбинативной?

1.4.2.1.1. В результате каких двух внутриклеточных процессов возникает комбинативная изменчивость?

1.4.2.2. Какая изменчивость называется мутационной?

1.4.2.3. Какая изменчивость называется спонтанной?

1.4.2.4. Какая изменчивость называется индуцированной?

1.4.3. Какая изменчивость называется онтогенетической?

1.4.3.1. Объясните причину двойственной природы онтогенетической изменчивости.

1.4.4. Какая изменчивость называется коррелятивной?

1.5. Какие 4 теоретические проблемы решает генетика?

1.6. Назовите основные практические задачи генетики.

1.7. Назовите задачи ветеринарной генетики.

1.8. Охарактеризуйте методы генетики.

1.8.1. В чём заключается гибридологический метод?

1.8.1.1. Кто сформулировал основные правила гибридологического метода? Назовите эти правила.

1.8.1.2. Какова связь между гибридологическим методом и рекомбинационным методом?

1.8.2. Чем характеризуется генеалогический метод?

1.8.3. В чём суть близнецового метода?

1.8.3.1. Кого называют близнецами?

1.8.3.1.1. Каких близнецов называют дизиготными?

1.8.3.1.2. Каких близнецов называют монозиготными?

1.8.3.1.3. Какова частота появления близнецов?

2.8.3.2. Что позволяет выяснить близнецовый метод?

1.8.4. Какой метод исследований называют цитогенетическим?

1.8.5. В чём суть метода гибридизации соматических клеток?

1.8.6. Какой метод исследований в генетике называется мутационным?

1.8.7. В чём суть биохимического метода исследований в генетике?

1.8.8. В чём суть молекулярно-генетического метода исследований?

1.8.9. Какой метод исследований называется фенотипическим?

1.8.10. Какой метод называют популяционным?

1.8.11. Что называют биометрическим методом исследований?

1.8.12. В чём суть метода математического моделирования?

1.9. Какие технические изобретения и научные открытия оказались предпосылками возникновения генетики как науки?

1.10. Кто является основоположником генетики как науки?

1.11. Какой год считается годом рождения генетики и почему?**1.12. Дайте характеристику первому этапу развития генетики.**

1.12.1. Кто повторно открыл основные закономерности наследования признаков?

1.12.2. Какие направления исследований характерны для первого этапа развития генетики?

1.12.3. Какие основные открытия были сделаны в этот период?

1.13. Дайте характеристику второму этапу развития генетики.

1.13.1. Какие направления исследований характерны для второго этапа развития генетики?

1.13.2. Какие основные открытия были сделаны в этот период?

1.13.3. Как на втором этапе развивались генетические исследования в России?

1.14. Дайте характеристику третьему этапу развития генетики.

1.14.1. Какие направления исследований характерны для третьего этапа развития генетики?

1.14.2. Какие основные открытия были сделаны в этот период?

1.14.3. Как на третьем этапе развивались генетические исследования в России?

1.15. Дайте характеристику четвёртому этапу развития генетики.

1.15.1. Какие направления исследований характерны для четвёртого этапа развития генетики?

1.15.2. Какие основные открытия были сделаны в этот период?

1.15.3. Как на четвёртом этапе развивались генетические исследования в России?

1.15.3.1. Охарактеризуйте причины победы в «советской биологии» взглядов Т.Д. Лысенко.

2.15.3.2. В чём ошибочность взглядов Т.Д. Лысенко и его сторонников?

1.16. Дайте характеристику пятому этапу развития генетики.

1.16.1. Какие направления исследований характерны для пятого этапа развития генетики?

1.16.2. Какие основные открытия были сделаны в этот период?

1.17. Охарактеризуйте 5 основных направлений развития современной генетики.**1.18. Какова роль генетики в развитии современных естественных и общественных наук?****1.19. Охарактеризуйте перспективы развития ветеринарной генетики.****1.20. Охарактеризуйте перспективы развития теории селекции сельскохозяйственных животных.****РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА****Основная литература**

Бакай А.В., Кочиш И.И., Скрипниченко Г.Г. **Генетика**. –М.: КолосС, 2006. –408 с. Учебн. для с.-х. ВУЗов, специальность 110401 – зоотехния.

Меркурьева Е.К., Абрамова З.В., Бакай А.В., Кочиш И.И. **Генетика. Учебник для высш. с.-х, учебн. завед. Специальность – 310700, зоотехния** –М.: Агропромиздат, 1991, – 446 с.

Крюков В.И. **Генетика. Часть 1. Введение в генетику. Молекулярные основы наследственности. Учебное пособие для вузов.** –Орёл: Изд-во ОрёлГАУ, 2006. -176 с.

- Петухов В.Л., Жигачев А.И., Назарова Г.А. **Ветеринарная генетика.** Учебник для высш. с.-х. учебн. завед. Специальность – 111201, ветеринария – 2-е изд. –М.: Колос, 1996. – 384 с.
- Петухов В.Л., Короткевич О.С. Стамбеков С.Ж. **Генетика Учебник** для высш. с.-х. учебн. завед. Специальность –110401, зоотехния. –Новосибирск: Изд-во СемГПИ, 2007. – 628 с.
- Ларцева С.Х., Муксинов М.К. **Практикум по генетике.** – М.: Агропромиздат, 1985, – 288 с.

Методические пособия профессора В.И.Крюкова
можно скачать с сайта www.labogen.ru



- 1 Введение в генетику (данный файл).
- 2 Молекулярные основы наследственности.
- 3 Цитологические основы наследственности.
- 4 Размножение клеток и организмов.
- 5 Закономерности наследования признаков.
- 6 Взаимодействие неаллельных генов.
- 7 Генетика пола и наследование признаков, сцепленных с полом.
- 8 Сцепление генов и кроссинговер.
- 9 Статистические методы изучения изменчивости.
- 10 Мутационная изменчивость.
- 11 Генетические основы иммунитета.

Крюков В.И. **Генетика. Часть 1. Введение в генетику. Молекулярные основы наследственности.** Учебное пособие для вузов. –Орёл: Изд-во ОрёлГАУ, 2006. -176 с.

- 12 Полиморфизм систем групп крови.
- 13 Полиморфизм белков и изоферментов.
- 14 Генетика микроорганизмов.
- 15 Неядерная наследственность.
- 16 Генетика онтогенеза.
- 17 Основы биотехнологии.
- 18 Основы генетики поведения.
- 19 Основы генетики популяций.
- 20 Генетические основы эволюции.
- 21 Генетика количественных признаков.
- 22 Генетические основы селекции.
- 23 Генетические аномалии и болезни животных.
- 24 Болезни с наследственной предрасположенностью
- 25 Методы профилактики генетических аномалий и повышения наследственной устойчивости животных к болезням.
- 26 Основы генетики человека.
- 27 Учебный толковый словарь по генетике.
- 28 Вопросы для подготовки к семинарам.

Дополнительная и цитированная литература

- Айала Ф., Кайгер Дж. **Современная генетика**. В 3-х т. Пер. с англ. Том 1. –М.: Мир, 1988. –295 с.
- Албертс Б. и др. **Молекулярная биология клетки**. /Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др. В 5 томах. Пер. с англ. Том 2. –М.: Мир, 1986. –313 с.
- Беркинблит М.Б., Жердев А.В., Ларина С.Н., Мушегин А.Р., Чуб В.В. **Почти 200 задач по генетике**.–М.: МИРОС, 1992.–120 с.
- Богоявленский Ю.К., и др. **Руководство к лабораторным занятиям по биологии**. /Богоявленский Ю.К., и др. Супряга А.М., Улиссова Т.Н., Чебышев Н.В. –М.: Медицина, 1988. –320 с.
- Бреннан Р. **Словарь научной грамотности**. –М.:Мир, 1997.–368 с.
- Вилли К., Детье В. **Биология** (биологические процессы и законы). Пер. с англ. –М.: Мир, 1974. –822 с.
- Гайсинович А.Е. **Зарождение и развитие генетики**. –М.: Наука, 1988.– 424 с.
- Гершензон С.А. **Основы современной генетики**. Учебник для вузов. –Киев: Наукова думка, 1979. –508 с.
- Голубовский М.Д. **Противостояние**.//Природа.1990, № 5.–С. 86-92.
- Грин Н. и др. **Биология** /Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. В 3 томах. –М.: Мир, 1990.
- Дубинин Н.П. **Генетика**. Учебник для вузов. –Кишинёв: «Штиинца», 1985. –536 с.
- Дубинин Н. П. **Общая генетика**. –М.: Наука, 1986. –572 с.
- Дубинин Н.П. **Генетика – страницы истории**. –Кишинёв: «Штиинца», 1988. – 399 с.

- Жимулёв И.Ф. **Общая и молекулярная генетика**. Учебник для вузов. –Новосибирск: Изд-во НГУ, 2002. –459 с.
- Звягина Е. **Белковая наследственность – новая глава генетики** //«Наука и жизнь», 2001. № 1. –С. 30-33.
- Инге-Вечтомов С.Г. **Введение в молекулярную генетику**. Учеб. для биол. спец. унив. –М.: Высшая школа, 1983, –343 с.
- Инге-Вечтомов С.Г. **Генетика с основами селекции**. Учебник для биол. специальностей университетов. –М.: Высшая школа, 1989. – 591 с.
- Льюин Б. **Гены**. /Пер. с англ. –М.: Мир, 1987. –544 с.
- Меркурьева Е.К. и др. **Генетика** /Меркурьева Е.К., Абрамова З.В., Бакай А.В., Кочиш И.И. –М.: Агропромиздат, 1991. – 446 с.
- Мецлер Д. **Биохимия**. В 3-х т. Пер. с англ. Том 3. –М.: Мир, 1980. – 487 с.
- Реймерс Н.Ф. **Основные биологические понятия и термины**. –М.: Просвещение, 1988. – 319 с.
- Слюсарёв А.А., Жукова С.В. **Биология**. –Киев: Вища школа, 1995. – 415 с.
- Сойфер В.Н. **Власть и наука. История разгрома генетики в СССР**. – М.: Изд-во «Лазурь», 1993. – 706 с.
- Стент Г. Кэлиндар Р. **Молекулярная генетика**. –М.: Мир. 1981. 646 с.
- Хатт Ф. **Генетика животных**. –М.: Колос. 1969. –445с.
- Эллиот В., Эллиот Д. **Биохимия и молекулярная биология**. Пер. с англ. –М.: Изд-во «Материк-альфа", 2000. –366 с.
- Ярыгин В.Н. и др. **Биология**. В 2 кн. Кн. 1. /В.Н. Ярыгин, В.И. Васильева, И.Н.Волков. –М.: Высшая школа, 1997. –448 с.

Об авторе

Крюков Владимир Иванович, русский, д.б.н., ст.н.с.; 160 опубликованных научных работ (2011), профессор Орловского государственного аграрного университета (с 2002 г.). Читает курсы лекций «Ветеринарная генетика», «Генетика и биометрия». В 2007-2010 гг – директор Инновационного научно-исследовательского центра ОрёлГАУ, с 2011 – заведующий лабораторией экологической генетики этого центра.



Родился в 1956 году в городе Душанбе. В 1977 году с отличием окончил биофак Таджикского государственного университета. После окончания университета направлен на работу в ООРИПР АН ТаджССР.

С 1978 по 1983 – стажёр-исследователь и очный аспирант Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР им. А.Н. Северцова (г. Москва). В 1983 г. защитил кандидатскую диссертацию «Анализ полиморфизма Т-локуса в популяциях *Mus musculus*» по двум специальностям – «Генетика» и «Зоология». (автореферат диссертации см. на сайте www.labogen.ru)

С 1983 по 1990 г. научный сотрудник ООРИПР АН ТаджССР. Создал лабораторию экологической генетики. Исследовал генетические последствия антропогенного загрязнения экосистем. В октябре 1990 г. ВАКом присвоено учёное звание «старший научный сотрудник» по специальности «Генетика».

С 1990 по 1999 г. – ст.н.с., зав. лаб. радиобиологии Тульского НИИ сельского хозяйства. В 1995-1998 по совместительству руководил работой лаборатории медицинской генетики Тульского НИИ новых медицинских технологий МЗ РФ. Исследовал влияние электромагнитных полей различных частот на наследственность организмов. В 1999-2002 г. – доцент и профессор медицинского факультета Тульского государственного университета. В 2000 году защитил докторскую диссертацию «Генетический мониторинг антропогенного загрязнения окружающей среды» (диссертацию см. на сайте www.labogen.ru)

Содержание

1. Введение в генетику.	3
Программные требования	3
Методические рекомендации по изучению темы	3
1.1. Предмет, цель, проблемы и задачи генетики.	5
1.1.1. Предмет, цель, проблемы и задачи генетики	5
1.1.2. Проблемы и задачи генетики.	11
1.2. Методы генетики	14
1.2.1. Гибридологический метод.	15
1.2.2. Генеалогический метод.	15
1.2.3. Близнецовый метод.	16
1.2.4. Цитогенетический метод.	17
1.2.5. Метод гибридизации соматических клеток.	18
1.2.6. Мутационный метод.	18
1.2.7. Биохимический метод.	19
1.2.8. Молекулярно-генетический метод.	19
1.2.9. Онтогенетический (феногенетический) метод.	19
1.2.10. Популяционный метод.	19
1.2.11. Биометрический метод.	20
1.2.12. Метод математического моделирования.	20
1.3. История развития генетики.	21
1.3.1. Предпосылки возникновения генетики.	21
1.3.2. Основные этапы развития генетики.	27
1.4. Возрастание роли генетики в развитии других наук	48
1.4.1. Роль генетики в развитии медицины.	49
1.4.2. Роль генетики в развитии биотехнологии	49
1.4.3. Роль генетики в развитии растениеводства.	50
1.4.4. Роль генетики в развитии животноводства.	51
1.4.5. Перспективы развития генетики и селекции животных.	52
Контрольные вопросы.	55