Новосибирский государственный аграрный университет
Агрономический институт

ГЕНЕТИКА – НАУКА О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТИ

Методическое пособие

Новосибирск
2009

Г 34
УДК 575(07)
ББК 28.04

Кафедра селекции и генетики

Составитель канд.с.х. наук, доц. И.В. Кондратьева
Рецензент д-р биол. наук, проф. М.Л. Кочнева

Генетика – наука о наследственности и изменчивости: метод. пособие / Новосиб. гос. аграр. ун-т, Агроном. ин-т: сост. И.В. Кондратьева. – Новосибирск, 2008.- 42 с.

Методическое пособие предназначено для самостоятельного изучения вопроса становления и развития генетики студентами агротехнологического факультета и защиты растений Агрономического института.

Утверждено и рекомендовано к изданию методической комиссией агротехнологического факультета (протокол № 3 от 30 марта 2009 года).

Новосибирский государственный аграрный университет, 2009

Генетика - наука о наследственности и изменчивости

Методическое пособие

Компьютерная верстка Е.С. Данилова

Подписано.в печать 8 июня 2009 года
Формат 60х81 $^{1}/_{16}$. Объем 2 уч.-изд. л.. 2,5 усл. Печ.
Бумага офсетная. Гарнитура «Petersburg»
Заказ №165. Тираж 100 экз.

Отпечатано в ООО «Печатное издательство Агро-Сибирь»
Новосибирск, ул. Никитина, 155,
тел.: (383) 267-19-90, 264-00-72

1. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ГЕНЕТИКИ

Генетика – это наука о наследственности, изменчивости и эволюции живых организмов. Данное определение широкое, оно включает не конкретные объекты исследования (гены и продукты их активности), а свойства организмов.

Генетика – наука о генах ядра и цитоплазмы, изучающая наследственность нуклеотидов в молекуле ДНК, пути и способы транскрипции и трансляции генов в клетке, а также *роль генов в наследственности и жизнедеятельности, как отдельных клеток, так и целостных организмов*.

Генетика как новая и самостоятельная наука возникла в самом начале XX в. после *вторичного открытия закономерностей наследования* (К. Корренс, Г. де Фриз, Э. Чермак, 1900 г.), *установленных в 1865 г. Г. Менделем.* Возраст генетики уже перевалил за столетие, но за это короткое для науки время она исключительно бурно развивалась и дала ответы на самые загадочные явления живой природы, волновавшие умы человечества на протяжении многих веков, прошла путь от развития представлений о дискретности наследственности до фактического создания новых живых организмов методами генетических манипуляций по воле человека.

Термин *«генетика»* предложил Уильям Бэтсон (1861-1926), английский ученый, в 1906 г. (от греч. *genesis* - происхождение). По выражению автора данного термина, «генетика - это физиология наследственности и изменчивости».

Место генетики среди биологических наук и особый интерес к ней определяются тем, что она изучает основные свойства организма, а именно наследственность и изменчивость. Генетика сосредоточила свое внимание на изучение важнейших свойств организма, лежащих в основе эволюции жизни на Земле.

Изучение наследственности и изменчивости составляет *предмет генетики.*

Наследственность - это свойство организма обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями. Она реализуется в процессе воспроизведения клеток и особей в ряду последовательных поколений. Наследственность осуществляется на

основе передачи наследственных факторов, ответственных за формирование признаков и свойств организма, т.е. на базе наследования.

Наследование передача генетической информации от одного поколения другому. В основе наследования лежат сложные процессы перераспределения генетического материала по дочерним клеткам.

Изменчивость является свойством, противоположным наследственности. Она заключается в изменении единиц наследственности и их проявления в процессе развития организма.

Эти два свойства живых организмов с философской стороны обнаруживают диалектическое единство. Они являются двумя сторонами одного организма.

Живой мир, пронизанный генетическим феноменом, представляется исследователю как единое целое, характеризующийся, с одной стороны, потрясающим постоянством в своем видовом разнообразии, а с другой − неограниченной изменчивостью во времени и пространстве.

Без наследственности жизнь на земле была бы невозможной. Высшие формы развиваются из оплодотворенного яйца. Эта исходная клетка не имеет никаких признаков будущего организма, и, тем не менее, ее развитие в определенных условиях предопределено. Потомство всех живых существ − будь то одуванчик, дуб, собака − всегда похоже на своих родителей и никогда не имеет сходства с другими видами. Подобное рождает подобное.

Наследственность позволяет виду быть стабильным. Каждый вид животного и растения сохраняет в ряду поколений характерные для него черты. Некоторые виды могут оставаться в течение сотен миллионов лет относительно неизменными. Например, современный опоссум мало чем отличается от опоссума раннего мелового периода.

Но в то же время внутри каждого вида можно обнаружить колоссальную изменчивость. Чем дальше отстоят друг от друга особи, т.е. если они относятся к различным расам или породам одного вида и особенно если они принадлежат к его разным разновидностям или подвидам, тем больше между ними наблюдается различий. Природа полна вариациями. Среди коров есть комолые и рогатые, среди кроликов альбиносы, у человека резус-отрицательные и резус-положительные. Все это разнообразие у каждого вида - результат наследственной изменчивости. Если бы не существовало наследственной изменчивости признаков, то, раз возникнув, они передавались бы из поколений в поколение неизменными, и тогда эволюция живых форм оказалась бы невозможной.

СОДЕРЖАНИЕ

1. Предмет и задачи генетики 3
2. Методы генетики 6
3. Основные этапы развития генетики.....7
   3.1. Представления о наследственности //……8
   3.2. Предшественники Менделя……...12
   3.3. Цитологии и наследственность.....16
   3.4. Основные этапы развития генетики…….18
4. Место генетики в системе биологических наук.....35

Библиографический список

1.*Айяла ФА.* Современная генетика: в 3-х т.: пер. с англ./ Ф.А. Айала, Дж. Кайгер. - М.: Мир, 1987. - Т.1. - 295 с.

2. *Алтухов Ю.Л.* Генетика - целостная наука // Вести, рос. академии наук. - 2003. - Т. 73, №11. - С. 995-1001.

3. *Баутип В.* А. Сессия Васхнил, август 1948 г. Уроки на будущее/ В. М. Баутин, В.И. Глазко// Изв. ТСХА. – 2008. –Вып. 3.- С. 149-175.

4. *Гайсинович А.Е.* Зарождение генетики. – М.: Наука, 1988. – 424 с.

5. *Глазко В.И.* Николай Иванович Вавилов и его время: Хроника текущих событий. – Киев: PANOVA, 2005. -448 с.

6. *Глик Б.* Молекулярная биотехнология. Принципы и применение, Б. Глик. Дж. Пастернак. М.: Мир, 2002.- 589 с.

7. *Жимулев И.Ф.* Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: Сиб. унив, изд-во, 2002. - 459 с.

8. *Инге-Вечтомов С.Г.* Генетика с основами селекции. - М.: Высш. шк., 1989. - 592 с.

9. *История биологии с* начала XX века до наших дней. - М.: Наука, 1975.-660 с.

10. *Клаг* У. Основы генетики / У. Клаг, М. Каммингс. - М.: Техносфера, 2007. - 894 с.

11. *Лобашев М.Е.* Генетика.- Л.: Изд-во Ленингр. ун-та., 1967.-751 с.

12. *Макконки* Э. Геном человека. - М.: Техносфера, 2008. - 287 с.

13.*ПетуховВ.Л.* Генетика/В.Л.Петухов, О.С. Короткевич, С.Ж.Стамбеков. - Новосибирск, 2007. - 628 с.

14. *Харченко П.Н.* ДНК-технологии в развитии агробиологии / П.Н. Харченко, В.И. Глазко. - М.: Воскресенье, 2006. - 480 с.

15.*Цилъке Р.А.* Прикладная генетика: курс лекций / Новосиб. гос. аграр. ун-т. - Новосибирск, 2006. - 390 с.

16.*Цилъке Р.А.* Некоторые этапы развития генетики // Сибирский вестник с.-х. науки, 2002. - №1-2. - С 32-44.

17.*Цилъке* Р.А. Драма идей и трагические судьбы в отечественной генетике и селекции /Новосиб. гос. аграр. ун-т. Новосибирск, 2005.-44 с.

Наследственные различия возникают в силу изменчивости наследственных свойств животных, растений и микроорганизмов.

Изменчивость - это появление новых признаков, что дает материал для эволюции и для работы селекционеров, создающих новые сорта растений, породы животных.

Для человека как биологического вида изменчивость - это, с одной стороны, гигантское разнообразие биологических свойств людей. Варьируется морфология: цвет глаз, волос, форма ушей, конечностей; различаются темпераменты, способности к разнообразной деятельности. С другой стороны − появление наследственных болезней, представляющих одну из серьезнейших тревог медицины и источник страдания.

Изменчивость − это разнообразие. Жизнь на земле представлена очень большим числом видов растений и животных. О разнообразии живого мира можно судить по данным систематики. Известно 286 тыс. видов цветковых растений, 100 тыс. видов грибов, 1-1,5 млн. видов насекомых. Многообразие живого мира сохраняется тысячелетиями.

Таким образом, наследственность и изменчивость являются двумя сторонами, характеризующими эволюцию органических форм. Вместе с изменчивостью наследственность обеспечивает постоянство и многообразие форм жизни и лежит в основе эволюции живой природы.

Задачи генетики

1. Изучение закономерностей наследственности и изменчивости организмов. С этой задачи началась сама генетика.

2. Изучение материальных основ наследственности (хромосомы, гены, органеллы клетки, которые являются носителем генетического материала − митохондрии, хлоропласты).

3. Изучение механизмов реализации наследственной информации в онтогенезе (индивидуальное развитие).

4. Изучение химических и физических основ генетического материала и его свойств.

5. Разработка методов управления наследственностью и изменчивостью (гибридизация, мутации, полиплоидия, гетерозисный эффект, биотехнология, отдаленная гибридизация и др.).

6. Изучение механизмов генетических процессов.

Данные задачи можно решать на различных уровнях: молекулярном, клеточном, организменном и надорганизменном, т.е. популяционном.

2. МЕТОДЫ ГЕНЕТИКИ

1. Генетический анализ − основной метод исследования наследственности и изменчивости организмов. Данным методом исследуется качественный и количественный состав генотипа, проводится анализ его структуры и функционирования.

Основным методом генетического анализа является гибридологический − это специфический метод генетики, заключающийся в скрещивании и последующем учете всех классов расщепления.

Анализ характера расщепления гибридов в ряду поколений позволяет выявить тип действия и взаимодействия генов, группы сцепления, число генов, контролирующих признак, фенотипический эффект генов и т.д.

Основные положения гибридологического метода были сформулированы Г. Менделем. Со времен Менделя генетический анализ обогатился целым рядом методов (мутационный, метод отдаленной гибридизации, методы гибридизации соматических клеток животных и растений, метод селективных сред, позволяющий выявлять биохимические мутации).

2. Цитологический метод изучает те компоненты клетки, которые связаны с хранением и передачей наследственной информации. На стыке генетики и цитологии родилась цитогенетика. *Цитогенетический* анализ достаточно эффективен при хромосомной локализации генов (построение цитологической карты хромосом), составлении генетических карт и, естественно, для осуществления хромосомной инженерии. При межвидовой и межродовой гибридизации важную роль играют цитологически маркированные генотипы: моносомные, нуллисомные и телосомные, замещенные, дополненные и другие линии.

Изучение ведется с помощью световой, электронной и других видов микроскопии (фазоконтрастная, интерференционная, темнопольная, флуоресцентная).

3. Биометрический метод. Само рождение генетики как точной науки стало возможным благодаря использованию математического метода в анализе биологических явлений. Биометрический метод незаменим при изучении наследования количественных признаков, а также при изучении изменчивости.

Относительная ценность генотипа по комплексу хозяйственно ценных признаков выявляется путем оценки комбинационной способ-

Генетика и экология. Экологические факторы тогда становятся опасными, когда влияют, прежде всего, на генетический материал (хромосомы, гены). Изменение биосферы не только нарушают условия жизни организмов, но могут оказать губительное влияние на наследственность. Возникла проблема радиационных и химических мутагеном. Необходимо помнить и заранее думать о безопасности человека и его будущих поколений.

Генетика и селекция. Генетика – теоретическая основа селекции. Селекция – это наука о направленном преобразовании порол животных, сортов растений, рас микроорганизмов, бактерий и вирусов. Поэтому развитие селекции невозможно без изучения закономерностей наследственности и изменчивости. Достижения генетики в виде методов получения мощно развивающихся гибридов (гетерозис), получения исходного материала для селекции с помощью внутривидовой и межвидовой гибридизации, экспериментального мутагенеза, полиплоидии, разработка генетической теории отбора - все это открыло новые горизонты для практической селекции.

Генетика и культура. Генетика как любая естественно-научная дисциплина является необходимым элементом культуры. В настоящее время влияние генетики на общество столь велико, что его справедливо считают веком генетики.

ческие клетки можно будет использовать для лечения наследственных заболеваний человека. Перспективы генной коррекции соматических клеток стали более реальными в 1980 г.

В 1990 г. была предпринята первая попытка применения генной терапии с использованием вирусных векторов для лечения тяжелого комбинированного иммунодефицита (SCID) у двух девочек (частота 1/100000). SCID может вызываться мутациями нескольких различных генов, одна из которых мутация гена, кодирующего фермент аденозиндезаминазу (ADA). В рассматриваемом случае SCID обусловлен наличием двух мутантных копий гена фермента ADA. Дефект ADA приводит к повышению уровня аденозина и дезоксиаденозина, токсическое действие которых приводит к гибели В- и Т-лимфоцитов, а также нарушает дифференцировку тимуса, вследствие чего Т-клетки не образуются в достаточном количестве и время их жизни резко сокращается. В результате развивается тяжелый иммунодефицит, лечение которого возможно путем трансплантации костного мозга. Без лечения − летальный исход к двум годам.

Перенос в тотипотентные стволовые клетки функционального гена ADA (путем трансфицирования с вирусным вектором, содержащем ген ADA) с последующим введением их пациенту способствует понижению в крови уровня аденозина и дезоксиаденозина и предовращения гибели В- и Т- лимфоцитов.

Существует мнение, что лечение генетических заболеваний с помощью генной терапии соматических клеток неизбежно ведет к ухудшению генофонда человеческой популяции. Оно основывается на представлении, что частота дефектного гена в популяции будет увеличиваться от поколения к поколению, поскольку генная терапия будет способствовать передаче мутантных генов следующему поколению от тех людей, которые до этого не могли производить потомство и доживать до полового возраста. Эта гипотеза оказалась неверной.

Для изменения частоты вредного или летального гена в результате эффективного лечения требуются тысячи лет. Для изменения частоты редкого наследственного заболевания с 1/100000 до 1/50000, когда частота гена удваивается, потребуется 2000 лет после начала применения эффективной генной терапии.

ности родительских форм по результатам испытания гибридных поколений.

4. Онтогенетический метод изучает действие гена и его проявление в индивидуальном развитии организма.

5. Генетика широко применяет **химические и биохимические методы** для изучения свойств молекул белков и нуклеиновых кислот.

Использование методов молекулярной генетики открывает новые возможности для эффективного применения гибридологического анализа. Это, прежде всего, поиск маркерных генов с четкой химической идентификацией не только качественных, но и количественных признаков.

Биохимический метод использует современные достижения биотехнологии. Он эффективен, если сочетается с другими методами: гибридологическим, цитогенетическим и биометрическим.

6. Физические методы − оптические, метод меченных атомов для маркирования и идентификации различных классов макромолекул.

3. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ГЕНЕТИКИ

Истоки генетики, как и всякой науки, следует искать в практике. Генетика возникла в связи с разведением домашних животных и выращиванием растений, а также с развитием медицины. Необходимость повышения урожайности культурных растений и плодовитости домашних животных способствовала нахождению путей к достижению этих целей.

Бурное развитие животноводства и племенного дела, а также растениеводства и семеноводства во второй половине XIX в. вызвало повышенный интерес к анализу явлений наследственности. Важным обстоятельством, подготовившим почву для рождения генетики, послужило быстрое развитие биологии как экспериментальной науки, в особенности таких дисциплин, как эмбриология, цитология, морфология, физиология и биохимия.

Современная генетика − это сложная и дифференцированная наука. Представив генетику в виде древа, корнями которого служат законы наследственности, открытые в середине XIX в. Г. Менделем, мы видим сегодня на нем десятки больших и малых ветвей − различные научные направления, сформировавшиеся в процессе естественного развития генетики, в том числе и в последние десятилетия.

Многообразие объектов и методов исследования в генетике явилось причиной возникновения большого количества ее разделов, таких как цитогенетика, популяционная, молекулярная, биохимическая, радиационная, математическая, экологическая генетика, филогенетика.

Существуют и так называемые частные генетики, которые описывают наследственные особенности различных биологических видов: дрозофилы, крупного рогатого скота, курицы, человека, пшеницы, кукурузы и т.д. Имеются и более крупные подразделения: генетика растений, генетика животных, генетика микроорганизмов, и, кроме того, существует огромная область, именуемая медицинской, или клинической генетикой.

Каждое из существующих научных направлений в генетике имеет самостоятельное значение, но лишь рассматривая все их разнообразие и совокупности, можно получить целостное представление об этой науке. Наука должна быть единой, только в таком случае она способна правильно отражать обычный мир, позволяет получить целостное научное знание об объекте исследований, способна обеспечить достоверные сведения о наследственности и изменчивости живых организмов, методах управления этими процессами и приносить практическую пользу

Точку отсчета зарождения генетики как научной дисциплины установить непросто, что характерно для любой науки. С тех пор как люди стали всматриваться в окружающий мир, явления наследственности удивляли и озадачивали их. Из повседневных наблюдений было очевидно, что обычно потомство рождается с чертами сходства породивших их людей и животных, и это нуждалось в объяснении.

3.1. Представление о наследственности

Первые представления о наследственности содержатся в трудах ученых античной эпохи. Мыслители античной эпохи высказывали разные умозрительные предположения о передаче признаков из поколения в поколение. Более 20 веков назад Гиппократ (460-370 гг., V в. до н.э.) придерживался гипотезы *прямой* передачи признаков, заключающейся в том, что воспроизводящая субстанция собирается из всех органов тела и передается потомству. Мать и отец равноправны в передаче потомству всех своих признаков и свойств. По мнению Гиппократа, здоровые части тела поставляют здоровый репродуктивный материал, а нездоровые −

Генетика и медицина. Наследственные аномалии прослеживаются на протяжении многих поколений и даже веков. Так, в костях, найденных при раскопках, обнаруживают наследственные аномалии, сходные с теми, которые наблюдаются у современного человека, например, сращение костей пальцев, передававшееся у потомков знаменитого английского полководца Джона Тальбота на протяжении 14 поколений. Глубокий интерес медицины к проблемам генетики вызван изучением наследственных болезней. Среди них обнаружены болезни, причиной которых служат мутации генов и изменения в структуре или числе хромосом. Некоторые генные болезни получили название молекулярных, так как была обнаружена сущность молекулярных изменений, являющихся первопричиной этих заболеваний. В настоящее время хорошо исследована молекулярно-генетическая природа таких заболеваний, как серповидно-клеточная анемия, эритробластоз новорожденных, муковисцидоз, гемофилия, мышечная дистрофия, и многих болезней обмена веществ. Медицинская генетика ставит задачу избавить человечество от наследственных заболеваний. Весьма актуальна проблема роста всевозможных генетических тестов перед рождением, когда еще можно обойтись малой помощью и аборт является единственной эффективной «терапевтической» мерой.

Разработаны диагностические тесты для выявления таких заболеваний у новорожденных и плода, проведения по их результатам генетических консультаций семей, относящихся к группе риска, методы профилактики и эффективного лечения наследственных болезней.

Высокая частота тяжелейшего заболевания печени −порфирии − среди белого населения ЮАР оказалась связанной с тем, что первые переселенцы из Европы (400 лет назад) страдали именно им. В Средней Азии, Азербайджане более высока частота наследственной анемии (малокровия) по сравнению с населением России. Эти факты говорят о важности знания механизма распространения случайно возникших мутаций.

В настоящее время одним из основных новых подходов к лечению заболеваний человека стала генная терапия соматических клеток. Генная терапия в широком смысле слова предусматривает введение в клетки функционального активного гена с целью исправления генетического дефекта. После того как были установлены молекулярные основы трансформации бактерий, у ученых появилась надежда, что аналогичный механизм введения нормальных генов в дефектные сомати-

Генетика и человек. Человек через генетические законы познал самого себя, свое место в мире живых существ. Геном хранит информацию, равноценную по точности достоверным письменным источникам. Исследования генома человека дадут много новых знаний о происхождении и будущем человеческого рода. Первые находки указывают на то, что все люди происходят из Африки и что их связывает столь тесное генетическое родство, что с научной точки зрения биологическое понятие расы теряет смысл. Выводы в отношении приматов и древних людей дадут возможность определить место человека в биологической и культурной революции. Прогресс генетики человека позволяет оценивать его эволюционные связи как биологического вида с другими видами приматов и млекопитающих в терминах молекулярного и хромосомного его соответствия «прародителям». Исследования генома приведут к углублению знаний об экспрессии генов в процессе развития, понимание развития и функционирования человеческого тела, а тем самым приобретенных индивидуальных особенностей, так как они имеют генетическую основу.

Генетика и эволюция. Движущими факторами эволюции являются наследственность, изменчивость и отбор. Без изменчивости и наследственности был бы невозможен прогресс вида. В XX в. были открыты генетические основы эволюции и роль естественного отбора в изменении частоты аллелей.

В процессе эволюции прокариоты и эукариоты претерпевали изменения в размере, форме, усложнялась их организация, динамично изменялись геномы, В основе этих изменений лежат генетические механизмы: мутации, рекомбинации. транспозиции, перенос генов. Исследуя и сравнивая геномы различных организмов, существующих сегодня, ученые выясняют, как формировались геномы под воздействием этих механизмов.

Специализация видов связана с их генетическими различиями и эволюционной историей. Сравнивая аминокислотный состав белков и нуклеотидный состав ДНК, можно определить генетические расстояния между видами, а также построить эволюционное древо. Построение эволюционных деревьев позволило, например, проследить пути передачи инфекционных агентов, расшифровать недавние молекулярные события в эволюции человека и определить эволюционные отношения между всеми организмами.

нездоровый. Он признавал, что свойства организма, приобретаемые в процессе индивидуального развития, наследуются, в том числе и болезни. Его слова: «Не навреди, не ищи выгоды, советуйся с коллегами, соблюдай высокую мораль» дошли до нашего времени в виде известной «клятвы Гиппократа».

Сторонником *непрямого* наследования был Аристотель (384-322 гг., IV век до н. э.), который полагал, что репродуктивный материал создается из питательных веществ, которые предназначаются для формирования различных органов потомства,

Аристотель, родоначальник общей, или сравнительной биологии в своих многочисленных трудах («О частях животных», «Возникновение животных», «Описание животных») одним из первых рассматривает животных в связи с их местообитанием. Аристотель описал опухолевое заболевание растений, известное как корончатый галл, и многое другое. В течение двух тысяч лет он − непререкаемый авторитет для поколений философов и натуралистов. Собственно нынешнюю историю биологии иногда начинают с XV в., когда труды Аристотеля были переведены с древнегреческого на латынь − язык науки того времени. Аристотель дал первую научную классификацию животных, поднял вопрос об эпигенезе и преформации. Изучал зародыши самых разных животных, исследовал развитие цыпленка в яйце и пришел к выводу, что зародышевое развитие идет как цепь действий в механической игрушке (зарождение и развитие одного органа служит сигналом для зарождения следующего). С другой стороны, Аристотель верил в существование души и говорил о том, что при развитии зародыша в него вселяются по очереди разные души (т.е. в ходе развития зародыш проходит как бы через разные классы животных, развиваясь от простого к сложному). Труды Аристотеля оставались актуальными для науки почти 2 тыс. лет, до эпохи Возрождения.

В течение почти 1900 лет (с 300 до 1600 гг. н.э.) не появилось ни одной значимой теории наследственности. В 1600 г. английский анатом У. Гарвей (1578-1607) написал трактат о размножении и развитии, в котором он придерживался теории эпигенеза, противоречившей теории преформации. Эпигенез предполагает, что органы тела на ранних стадиях развития зародыша отсутствуют и формируются *de novo.* По теории преформации, остававшейся популярной вплоть до XVIII в., половые клетки уже содержат готовый организм в миниатюре, так называемый гомункулус. Теория преформации была опровергнута работами Каспара Вольфа (1733-1794).

Появление эволюционного учения Ч. Дарвина (1859 г.) усилило во второй половине XIX в. интерес к проблемам наследственности, так как было очевидно, что эволюция возможна только на основе возникновения у живых существ изменений и их сохранения в потомстве. Этот интерес побудил видных биологов того времени выдвинуть несколько гипотез о механизме наследственности.

Эволюция путем естественного отбора требует большого запаса изменчивости, однако если исходить из теории слитной наследственности, которая в то время принималась всеми, то изменчивость в популяции должна практически отсутствовать. В середине XIX в. (1868 г.) Ч. Дарвин (1809-1882) для устранения этого противоречия в работе «Изменение животных и растений в условиях одомашнивания» выдвинул «временную гипотезу пангенезиса», в которой получили развитие основные положения учения Гиппократа о сущности наследования. В это время вышла уже работа Менделя «Опыты над растительными гибридами» (1865 г.), но Дарвину не были известны эксперименты Менделя. По «гипотезе временного пангенезиса» все клетки многоклеточного организма отделяют от себя мельчайшие частицы – геммулы. Они свободно передвигаются по кровеносным сосудам, собираются в органах размножения, образуя половые клетки. При развитии нового организма геммулы обусловливают развитие клеток, подобных тем клеткам, которые дали начало этим геммулам. Измененные клетки производят измененные геммулы, дающие затем начало таким же измененным клеткам. Он предполагал, что эта особенность геммул является материальной основой наследственных изменений, возникающих в процессе индивидуального развития.

Двоюродный брат Ч. Дарвина Френсис Гальтон (1822-1911) решил экспериментально проверить теорию пангенезиса (1871 г.). Единственным путем, обеспечивающим у животных поступление геммул в половые клетки, как полагал Гальтон, была кровеносная система. Он поставил опыты по переливанию крови на кроликах, различающихся по окраске. Переливая кровь черных кроликов альбиносам и наоборот, он полагал, что если верна гипотеза Дарвина, то циркулирующие в крови геммулы должны были изменить окраску кроликов в потомстве.

Гораздо большее значение имели две другие наиболее глубоко разработанные теории наследственности, из которых одна принадлежит немецкому ботанику К. Нэгели, другая немецкому зоологу А. Вейсману.

изменчивостью. Использование ДНК-технологий ~ клонирования ДНК, идентификации генов, методов секвестрования для синтеза олигонуклеотидов, направленного мутагенеза ДНК, оптимизации экспрессии синтезированных молекул, технологии рекомбинантной ДНК и методов введения рекомбинантной ДНК в живые клетки, переноса целых хромосом от клеток-доноров в клетки-реципиенты – дает возможность для конструирования организмов с заданными наследственными свойствами. Все методы ДНК-технологий основаны на искусственной имитации процессов, реально существующих в живой природе. Разработка ДНК-технологий во многом определила справедливость прогноза относительного того, что в XXI столетии решающую роль в развитии и существовании мирового общества будет играть биология. Однако даже в эпоху выдающихся открытий в генетике и смежных науках селекционеры сталкиваются со сложными проблемами, связанными с созданием форм, адаптированных к неблагоприятным факторам климата, с иммунитетом к быстро эволюционирующим расам многочисленных болезней и вредителей, отзывчивых к экологическим и биологическим технологиям, способных формировать продукцию высокого качества при сохранении экологической стабильности в природе, и многими другими факторами, стоящими на пути реализации генетического потенциала культивируемых растений.

4. МЕСТО ГЕНЕТИКИ В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Генетика это сердцевина биологических наук, лишь в рамках генетики разнообразие жизненных форм и процессов может быть осмыслено как единое целое. Генетические процессы лежат в основе самой жизни, ни одна живая система не может развиваться без генетического материала, именно он придает фундаментальные свойства живому (воспроизведение, развитие, саморегуляция). Генетическая информация обусловливает функции клеток, определяет внешние признаки организма и обеспечивает связь между поколениями внутри вида. Знание генетики необходимо для других биологических наук, включая молекулярную и клеточную биологию, физиологию, эволюционное учение, экологию, систематику и этологию (науку о поведении).

ется не в целый организм, а при соответствующих условиях − в определенную ткань. Таким образом, решается проблема иммунного отторжения, которая возникает при обычной трансплантации органов. То, что пока не существует технологий, оказывающих непосредственное влияние на развитие эмбриона в определенный орган, зачастую умалчивается. Также зачастую игнорируется то, что эти клетки в своем большинстве развиваются со значительными отклонениями, о чем свидетельствует низкая рождаемость полностью здоровых организмов.

Так как терапевтическое клонирование имеет приоритетный харак- тер, то некоторые ученые намерены разработать этот вид лечения с использованием стволовых клеток эмбриона. Во-первых, они являются инструментом научных исследований. Во-вторых, могут неограниченно размножаться в мышах в неспециализированном состоянии. В определенных условиях они спонтанно развиваются в самые разные типы клеток. Клеточные линии стволовых клеток способны в развивающемся эмбрионе мыши формировать все типы клеток взрослой особи, включая половые клетки. Но они не могут развиваться в полностью здоровое животное, как это происходит с оплодотворенной яйцеклеткой. Клеточные линии стволовых клеток эмбриона могут подвергаться генетическим изменениям, не утрачивая при этом своего потенциала биологического развития. Таким образом, возможно исследование роли отдельных генов в организме и разработка на животных моделях болезней человека, например, рака или неврологических заболеваний. В 1988 г. в США впервые удалось воспроизвести стволовые клетки человеческого эмбриона. Тотипотентные эмбриональные стволовые клетки находятся в костном мозге, могут пролиферировать и дифференцироваться в различные типы клеток, такие как В- и Т-лимфоциты, макрофаги, эритроциты, тромбоциты и остеокласты. Стволовые клетки содержит также пуповинная кровь.

С 80-х годов и до настоящего времени бурно разрабатываются биотехнологические методы, которые активно используются для повышения эффективности селекции. Такие важнейшие открытия генетики, как тонкое строение гена, его репликация и функционирование, способность к рекомбинированию и мутированию, позволяют кардинальным образом развивать методы управления наследственной

Карл Нэгели (1865г.) создал учение об идиоплазме, как носителе наследственных свойств. Половые клетки состоят из двух родов веществ, которые он назвал идиоплазмой и стереоплазмой. Стереоплазма играет роль питательного материала, идиоплазма содержится в обоих половых продуктах в одинаковом количестве и является носительницей наследственных свойств. Идиоплазма имеет очень сложное строение и имеется вообще во всех клетках. Идиоплазма каждой клетки находится в связи с идиоплазмой других клеток. Идиоплазматические пучки переходят из клетки в клетку и образуют сеть, пронизывающую весь организм.

Один из последователей Дарвина немецкий зоолог Август Вейсман разработал теорию непрерывности зародышевой плазмы (1883 г.) для передачи наследственных свойств. Основой для данной теории послужили наблюдения ван Бенедена, Флемминга, Страсбургера, Бовери и других над половыми клетками. Вейсман, как и Дарвин, был твердо убежден, что наследственность материальна и дискретна. Он считал, что тело многоклеточных животных и растений состоит из двух качественно различных компонентов − сомы (телесных клеток) и зародышевой плазмы, т.е. предсказал принципиальное различие между половыми (зародышевыми) клетками и соматическими. Зародышевая плазма в полном количестве имеется только в половых клетках и клетках зародышевого пути, которые дают начало половым клеткам.

Зародышевая плазма определяет все наследственные особенности вида, индивидуума и отличается исключительно большой устойчивостью. Все наследственные изменения определяются изменениями в молекулярной структуре зародышевой плазмы, и причина наследственной изменчивости заключается в смешении различных зачатков плазм, происходящем при половом размножении.

Совокупность наследственных задатков образует хромосомы или «ядерные палочки», как называет их Вейсман. По Вейсману, все хромосомы тождественны по своему наследственному содержанию. Сначала Ру (1883 г.), а затем Вейсман высказали предположение о линейном расположении в хромосомах наследственных факторов (хроматиновых зерен − по Ру, и ид - по Вейсману), чем во многом предвосхитили будущую хромосомную теорию наследственности. Учение Вейсмана о «непрерывности зародышевой плазмы» окончательно показало несостоятельность гипотезы пангенезиса Ч. Дарвина.

По Вейсману, приобретенные признаки не наследуются. Он провел многочисленные опыты, систематически калечив сотни крыс с целью доказать, что увечья не наследственны и учение о наследственности приобретенных признаков в корне несостоятельно. Он не получил отрубанием бесхвостую расу крыс. Из этого он заключил, что наследственные признаки хвоста определяются не частицами, формируемыми в самом хвосте, напротив они определяются клетками зародышевой плазмы, которая при отрезании хвоста остается неизменной.

Прогрессивное развитие учения о наследственности и изменчивости оказалось связанным не этими «теориями», а с направлением исследования наследственности, опиравшимся в основном на точные опыты и наблюдения.

3.2. Предшественники Менделя

Г. Мендель не был единственным или первым ученым, ставившим опыты по гибридизации, первыми гибридизаторами явились сами селекционеры. Предшественниками Г. Менделя в этом направлении были Т. Найт, К. Гэртнер, О. Сажрэ, Ш. Нодэн.

В 1760 г. немецкий ботаник, член Российской академии паук Иозеф Готлиб Кёльрейтер (1733-1806) получил первый гибрид *Nicotiana paniculata* х *N. rustica,* установил явления гетерозиса, расщепления и отсутствие различий между реципрокными скрещиваниями (1761-1777 гг.). Однако уровень знаний того периода времени не позволил сделать правильные выводы.

В 1799 г. выдающийся английский растениевод Томас Эндрю Найт (1759-1838) опубликовал результаты экспериментов на горохе (1787-1799 гг.) в Трудах Королевского общества. Выбор объекта был неслучаен. Горох отличается многочисленностью разновидностей, постоянством свойств, одногодичностью. Найт наблюдал явление доминирования, но не обратил внимание на расщепление и даже не высеял семян от скрещивания гибридов с родительскими формами.

Французский ботаник, а скорее, практический растениевод, Огюстен Сажрэ (1763-1851) получил известность благодаря многочисленным выведенным им сортам преимущественно фруктовых деревьев. Гибридизацией он начал заниматься в начале XIX в. Опыты проводил на тыквенных. «Быстрый рост и образование плодов у этих растений

ния ДНК позволило к середине 80-х годов осуществить крупномасштабные проекты по секвенированию геномов различных видов. В рамках подпрограммы «Новые технологии» полностью секвенирован геном дрожжей *Saccharomyses cerevisiae* (150 млн п.н.). Полностью определены нулеотидные последовательности ДНК других модельных организмов, таких как нематода *(Caenorhabditis e1egans,* 100 млн п.н.), плодовая мушка *(Drosophila me1onogaster,* 120 млн п.п.), бактерии (*Escherichia coli,* 4,2 тыс.п.н.), мышь (*Mus musculus* ,3000 тыс. п.н.). У модельных организмов большинство генов, выявленных по результатам секвенирования, оказалось вновь открытыми.

Программа «Геном человека» по секвенированию генома человека официально началась 1 октября 1990 г. в США. За короткое время программа стала международной. Такие страны, как Великобритания, Франция, Канада, Германия, Япония и Китай, образовали Международный консорциум по секвенированию генома человека. К 2003 г. около 99 %, содержащих гены, были секвенированы с точностью до 99,99%. Было установлено, что общий размер генома составляет примерно 3,2 млрд п.н., оказалось, что общее число генов у человека находится в пределах от 30 000 до 35 000, что намного меньше, чем предполагалось ранее. Завершение секвенирования генома человека не означает знание о функциях всех этих генов.

Наряду с исследованиями генома в центре внимания находится проблема клонирования. Клоны - это организмы с одинаковой наследственностью. Клонирование можно использовать для производства лекарственных средств, для спасения исчезающих видов, лечения генетических болезней домашних животных, производства органов свиней для трансплантации их человеку и для создания и изучения моделей болезней человека.

Первым млекопитающим, клонированным из клеток взрослого организма, была овца Долли (1997 г.). Для создания Долли Я. Вилмат и К. Кемпбелл (Шотландия) использовали метод ядерного переноса - замещение ядра яйцеклетки па ядро взрослого организма. С 1997 г. клонирование домашних животных становится обычной процедурой: в 1999 г. клонированы мышь и корова; в 2000 г. - получено пять клонированных поросят. Технология, апробированная на овечке Долли, позволяет создавать клоны взрослых организмов, т.е. с временным отступом.

С некоторых пор речь идет не только о репродуктивном, но и о «терапевтическом» клонировании. При этом «химерный эмбрион» развива-

Молекулярная генетика объяснила природу явления, описанного в 1947 г. Б. Мак-Клинток. Изучая характер наследования окраски зерна кукурузы, Б. Мак-Клинток обнаружила мобильные генетические элементы - *Ds* (диссоциатор) и *Ac* (активатор) и установила закономерности их перемещений. Элемент *Ds* перемещается только в присутствии *Ac*. Внедрение *Ds* вблизи или внутри гена, детерминирующего окраску семян, приводит к инактивации гена *C* (окраска).

В 60-х гг. мигрирующие элементы, инактивирующие гены лактозного синтеза, были обнаружены у кишечной палочки. Выявилось, что эти элементы представляют собой вставки (инсерции), названные IS-элементами (от англ. *insertion seguences* - вставные последовательности).

Практически во всех видах организмов обнаружены перемещающиеся генетические элементы, которые в той или иной степени приводят к наследственным изменениям, к непостоянству генома и играют, видимо, существенную роль в эволюции живого мира.

Главная эволюционная роль перемещающихся элементов в том, что они переносят генетическую информацию из клетки в клетку, от индивидуума к индивидууму, от вида к виду, от рода к роду. Понимание механизма перемещения мобильных элементов генома оказалось решающим в создании метода трансформации у эукариот. Б. Мак-Клинток получила Нобелевскую премию только в 1983 г., когда ей исполнился уже 81 год.

Новая революция произошла в генетике в середине 70-х годов. Это было связано с новым синтезом знаний: молекулярной и биохимической генетики, генетики бактериофагов, бактерий и плазмид, генетики дрожжей, млекопитающих и дрозофилы. Знания организации наследственного аппарата позволили разработать технологии манипуляции с генами, которые позже получили название генной инженерии. В результате расшифровки ДНК возникла новая область науки и технологии – ДНК- технологии, которые позволяют исследовать и направленно изменять наследственный материал на разном уровне его организации - генном, хромосомном, геномном, популяционно-генетическом.

Конец 70-х годов - время грандиозных геномных проектов, цель которых - клонирование всей геномной ДНК того или иного вида с последующим прочтением (секвенированием) всех последовательностей нуклеотидов. Совершенствование методов секвенирования

сделали возможным проделать в несколько месяцев то, что я сумел сделать бы на фруктовых деревьях лишь в течение многих лет». Свои результаты он опубликовал в 1825 г. Сажрэ подметил, что признаки гибрида не всегда есть результат смешения признаков родителей и не обязательно эти признаки нечто среднее между исходными, установил принцип единичных признаков и устойчивости их при наследовании. Он впервые в истории гибридизации стал изучать отдельные признаки скрещивающихся растений и расположил их в альтернативные пары, как это осуществил Мендель. Вместо слитной наследственности он говорит о наследственности «константной» (корпускулярной). Он полагал, что наследственные признаки, как правило, не смешиваются, не пропадают, а целиком переходят к потомству.

Сажрэ приходит к установлению решающего понятия наследственности, которое было недоступным не только его современникам, но даже Дарвину.

Он дает совершенно правильное описание доминирования в первом поколении и расщепления во втором, говорит «о слиянии и распределении признаков, которые, различным образом комбинируемые, могут довести разновидности до безграничного числа». Для объяснения всех наблюдаемых закономерностей, он прибегает к идее о покоящихся зачатках, хотя придает этим зачаткам новый смысл, приближающий их к современным наследственным факторам. *Если признак в ближайшем поколении не проявляется, значит, его зачаток находится в «покоящемся состоянии». Когда зачаток «пробуждается», признак проявляется.*

Сажрэ является первым «сознательным» предшественником Менделя, взгляды которого имеют элементы понимания тех закономерностей, которые установил Мендель.

В 1836 г. немецкий ботаник К. Гэртнер (1772- 1850) подал на рассмотрение результаты своих опытов. Он наблюдал единообразие первого поколения, подтвердил единообразие реципрокного скрещивания, повторил опыты Кёльрейтера с «превращением» одного вида в другой и т. д. Однако для каждого из этих положений он приводил ряд противоречащих случаев, которые не позволяли говорить об определенных закономерностях.

В течение 1854-1861 гг. французский ученый Шарль Нодэн осуществил огромное количество скрещиваний на многочисленных разновидностях и видах бахчевых, садовых и декоративных растений. Он наста-

ивал на единообразии гибридов первого поколения и говорил о расщеплении гибридов второго поколения, но анализ гибридов ничего определенного не давал. «Столь совершенное единообразие первого поколения сменяется обычно крайней пестротой форм». Он работал с межвидовыми скрещиваниями, при которых наблюдается чрезмерно сложная картина расщепления.

Для объяснения наблюдаемых явлений он формирует теорию «сущностей». «Гибридное растение является индивидуумом», в котором соединены две сущности». По его мнению, разъединение сущностей происходит в пыльцевых зернах и семяпочке, что одни пыльцевые зерна принадлежат целиком к отцовскому виду другие целиком к материнскому виду; семяпочки оказываются разъединенными в одинаковой степени в отцовскую сторону и материнскую сторону. Таким образом, все возможные комбинации соединения подобных пыльцевых зерен и семяпочек дадут растения, «возвратившиеся» либо к отцовской форме, либо к материнской, или, наконец, будет повторение гибридной формы.

Ш. Нодэн весьма близко подошел к пониманию закономерностей наследственности, но он не придерживался принципа единичных признаков О. Сажрэ и Г. Менделя, ему не удается достигнуть той абсолютной разработанности всех деталей, какой достиг Г. Мендель. Нодэн работал с выборками особей и не все гибриды подвергал дальнейшему генетическому анализу.

Все предшественники Менделя подходили к тому, что существуют законы «образования и развития гибридов», но не могли дать им объяснение. Никто из предшественников Менделя не сопоставлял собственные выводы с выводами коллег, отстаивал лишь свою точку зрения. Никто из его предшественников не обладал способностью работать с такой необычайной точностью, как Мендель, и не сумел объединить факты в стройную логичную теорию. Предшественники Менделя видели проявление наследственности вообще, а Г. Мендель конкретное проявление конкретных признаков.

1865 г. поворотный путь в биологической науке, когда Грегор Мендель (1822-1884), монах августинского монастыря в городе Брюнне (ныне Брно, Чехия) открыл основные законы наследственности.

Мендель сформулировал и экспериментально обосновал сортов результатами своих блестящих опытов по скрещиванию разных гороха идею о существовании наследственных задатков или факторов. Разра

В результате внеклеточного синтеза белковой молекулы по полиуридиловой РНК (содержащей триплет УУУ) получили полипептид, состоящий из одной аминокислоты - фенилаланина. Этот удивительно простой метод положил начало расшифровке генетического кода. К 1966 г. было раскрыто значение всех 64 комбинаций. Заслуга в расшифровке генетического кода принадлежит американскому биологу М. Ниренбергу, американскому биохимику индийского происхождения Х.Г. Корана (1922) и американскому биохимику испанского происхождения С. Очоа (1905). Х.Г. Корана и М. Ниренберг были удостоены Нобелевской премии в 1968 г., а С. Очоа − в 1959 г.

В 1961 г. французские ученые Ф. Жикоб и Ж. Моно (1910-1976) открыли оперонный принцип организации генов и регуляции генной активности у бактерий, они получили Нобелевскую премию в 1965 г.

В 1969 г. в США Г. Корана с сотрудниками впервые синтезировали химическим путем первый ген - аланиновой тРНК дрожжей. Данный ген содержал 77 нуклеотидов, однако он не работал, так как был лишен необходимых регуляторных элементов оперона. Функционирующий ген удалось получить в том же 1969 г. Дж. Беквитусу с сотрудниками - ген лактозного оперона *Escherichia co1i* В дальнейшем и Коране с сотрудниками удалось синтезировать действующий ген тирозиновой тРНК. Он состоял не только из 126 пар нуклеотидов, но и включал промотор и терминатор.

В процессе исследований структуры и функций ДНК были выявлены такие важнейшие явления, как полимеризация, репликация, репарация и др. Начиная с 60-х годов огромное количество исследований было посвящено тонкой структуре гена. Особый вклад в изучение тонкой структуры гена у бактериофага кишечной палочки *(Escherichia co1i*) Т4 внес американский биолог С. Бензер (р. 1921). Считается, что достигнутые успехи по значимости сравнимы с открытием делимости атомного ядра в физике.

Бензер показал, что ген является системой линейно расположенных нуклеотидов в молекуле ДНК. Им разработана карта фага Т4 с помощью рекомбинационых и комплементационных тестов. Первый выявляет пространственное расположение мутаций, а второй − функциональную особенность мутаций. Именно С. Бензером единица генетической функции была названа цистроном как синоним гена, единица генетической изменчивости - мутоном, а единица рекомбинации - реконом.

венности информации и резко изменил взгляды на природу генов. Херши был удостоен в 1969 г. Нобелевской премии.

Во время установления генетической роли ДНК шло интенсивное изучение ее состава и структуры. В 50-е годы американский биохимик Э. Чаргафф, изучая нуклеотидный состав ДНК методом хроматографии на бумаге, показал, что в ДНК общее количество пуриновых оснований гуанина и аденина равно количеству пиримидиновых оснований цитозина и тимина. Правило Чаргаффа гласило, что количество аденина в любой молекуле ДНК равно количеству тимина, а количество гуанина количеству цитозина. Было установлено, что ДНК обладает видовой специфичностью, т.е. виды различаются по соотношению аденин + тимин / гуанин + цитозин, что опровергало тетрануклеотидную теорию Ф.А. Левина.

На основании данных химического строения ДНК Э. Чаргаффа и рентгеноструктурного анализа, полученных М. Уилкинсом (1916-2004) и Розалиндой Франклин (1920-1957), американским биологом Дж. Уотсоном (р. 1928) и английским физиком Ф. Криком (1916-2004) в 1953 г. была разработана модель строения ДНК как двойной спирали.

Эта структура неоднократно проверялась и была признана правильной в целом и во многих деталях. Предложенная модель отвечала основному требованию, которому должен отвечать носитель генетической информации −самовоспроизведение, и давала ответ на вопросы: как записана наследственная информация и как она передается по наследству. В 1962 г. Дж. Уотсон, Ф. Крик и М. Уилкинс получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине. К сожалению, Р. Франклин не оказалась в числе лауреатов - она умерла в расцвете лет.

С конца 50-х до начала 60-х годов начинается триумфальное шествие генетики и молекулярной биологии в целом, развитие которых было обусловлено расшифровкой структуры ДНК.

Следующим огромным достижением была расшифровка генетического кода. В 1954 г. американский физик-теоретик русского происхождения Г.А. Гамов (1904-1968) сделал первый правильный теоретический расчет, который экспериментально подтвердился. Он показал, что при сочетании четырех нуклеотидов тройками получаются 64 различные комбинации.

В1961 г. М. Ниренберг (р.1927) и Г. Маттеи искусственно синтезировали РНК, состоящую из одного нуклеотида, содержащего урацил.

ботка этих законов привела к установлению теории гена. Что физически представляют собою гены, как и с какими материальными элементами внутри клетки они связаны, об этом ничего не было известно. В то время гены называли факторами.

Результаты экспериментов он опубликовал в 1866 г. в Известиях общества естественной истории в Брюнне. Работа называлась «Опыты над растительными гибридами». Трудно было от членов общества, состоявшего из преподавателей местных учебных заведений, ожидать понимания доклада, в котором столь необычно сочеталась ботаника с математикой и обосновывался совершенного новый подход к изучению явлений гибридизации. Работа Менделя переиздавалась с 1866 по 1900 г. 5 раз, но никто не мог ее оценить. Наука еще не была подготовлена для ее восприятия. Биология того времени еще не доросла до осознания фундаментальности законов. Между тем результаты, полученные Менделем, оказались очень важными для современной генетики. Мендель - это уникальная личность, он сделал в биологии то, что сделали в своих областях науки Ньютон, Менделеев, Бутлеров.

То, что Мендель был служителем церкви, все более и более отрывает его от научной работы, он прекращает работу по гибридизации. В своем полученные Менделем, оказались очень важными для современной генетики. Мендель − это уникальная личность, он сделал в биологии то, что сделали в своих областях науки Ньютон, Менделеев, Бутлеров.

То, что Мендель был служителем церкви, все более и более отрывает его от научной работы, он прекращает работу по гибридизации. В своем последнем письме к Нэгели (1873) он пишет: « В нынешнем году ястребинки вновь отцвели, но я не смог уделить им больше одного-двух кратковременных посещений. Я чувствую себя поистине несчастным от того, что я вынужден забросить мои растения и пчел». Его последние опыты относятся к 1871 г.

Что доказал Мендель? Мендель доказал, что наследственное вещество *дискретно,* делимо, как атомы, молекулы. Наследственное вещество − не однородный субстрат из клеток организма, напротив, оно состоит из многих независимых и постоянных наследственных единиц, которые передаются от одного поколения другому. Согласно принципу дискретности, наследственные признаки родителей при скрещивании не смешиваются, а в неизменном виде сохраняются у гибридов первого поколения (F_1) и сегрегируют в последующих поколениях. Концепция

дискретности наследственности позволила пересмотреть ранее существовавшее представление о слитной наследственности, доминировавшее на протяжении всего XIX в, и в более ранние века, согласно которому происходит разбавление наследственности прародителей.

Дискретной единицей наследования считается отдельная нуклеотидная последовательность, отдельный ген, в неизменном виде передающийся следующим поколениям путем митотических и мейотических клеточных делений.

Мендель не дожил до признания своей теории. Слава и почет придут позже, после смерти. Потребовалось более трех десятилетий, характеризовавшихся активным развитием цитологии, эмбриологии, эволюционного учения и других биологических и небиологических дисциплин, прежде чем три исследователя в один и тот же год (1900-й), но в разных странах вторично открыли закономерности п других видах, установленные Г. Менделем на горохе. Это был Г. де. Фриз (1848-1935) в Голландии (на кукурузе, маке, дурмане, энотере); К. Корренс (1864-1933) в Германии (на кукурузе, горохе, лилии, левкое) и Э. Чермак (1871-1962) в Австрии (на горохе). Они восстановили приоритет автора и еще раз доказали справедливость менделевских закономерностей для гороха, применимость их к другим видам растений. Вскоре (1902 г.) У. Бэтсоном и Р. Пеннетом в Англии и Кэно во Франции была доказана справедливость этих законов для животных.

Таким образом, закономерности наследования были проверены на многих видах растений и животных, и было доказано, что законы Менделя универсальны и применимы для всех живых организмов, размножающихся половым путем.

С этого момента для всех стало очевидным насколько велико значение работы Менделя: именно им был открыт путь к разгадке тайны наследственности.

3.3. Цитология и наследственность

Переоткрытие законов Менделя было подхвачено учеными с поразительной быстротой. Оно было подготовлено предшествующими открытиями, сделанными в биологии с 1865 по 1900 г. и подготовившими почву для понимания работы Менделя:

• *1838-1839* гг. Т. Шванном (1810-1882) на основе собственных исследований и работ М. Шлейдена (1804-1881) сформулирована клеточная теория строения живых организмов. Клеточный уровень

тируя с двумя штаммами этого возбудителя пневмонии у мышей, он показал, что при заражении животных S-штаммом, который покрыт полисахаридной капсулой, мыши гибнут, а при заражении мутантным R-штаммом, лишенным такой капсулы, мыши остаются живыми.

Но феномен заключался в том, что при инъекции мышам смеси из живых бактерий R-штамма и убитых нагреванием до 65°С патогенного S-штамма, мыши погибают. Выделенные из погибших животных бактерии оказались вирулентными и обладали полисахаридной капсулой. В опыте было показано, что воздействием какого-то компонента убитых клеток пневмакокков R-штамм трансформируется в S-штамм. Механизм и химическую природу трансформирующего фактора тогда не удалось выяснить. Господствующее представление о белковой природе генетического материала не позволило объяснить полученные результаты.

Только через 16 лет, в 1944 г., американцы О. Эйвери (1877-1955), К. Мак-Леод и М. Мак-Карти, используя специальную методику, доказали, что трансформирующим фактором является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Это считается одним из крупнейших открытий в современной биологии, с этого открытия начинается рождение молекулярной биологии, однако оно не было оценено по достоинству по следующим причинам. Во-первых, было недостаточно информации о химической структуре ДНК. Считалось, что она слишком просто устроена, чтобы претендовать на роль носителя наследственной информации. Во-вторых, большинство исследователей считали, что только белки могут выполнять роль наследственного материала, потому что они достаточно сложно устроены. В-третьих, предполагалось, что не может быть, чтобы бактерии управлялись таким же химическим веществом, как растения и животные. Ученые никак не ожидали, что носителем генетической информации может служить относительно просто устроенный биополимер.

В 1952 г. в опытах - на бактериофагах американскими генетиками А. Херши (1908-1997) и М. Чейз (р. 1927) была получена принципиально новая информация о роли ДНК. Используя метод меченых атомов, они показали, что для образования копий вируса в зараженной бактериальной клетке важна лишь ДНК, а белковый компонент вируса защищает ДНК от расщепляющих ферментов и обеспечивает проникновение кислоты в бактериальную клетку. Эксперимент Херши-Чейз свидетельствовал об исключительной роли ДНК в передаче наследст-

ледственность ответственны какие-то гены, которых никто и не видел. А также они полагают, что гены расположены в каких-то хромосомах, которых, может быть, и нет вовсе, а если они и есть, то их функции участие в обмене веществ. А поскольку они при этом утверждают, что хромосомы находятся в ядре, то и вовсе их вывод об особой роли ядерной наследственности реакционен, так как свойство наследственности принадлежит всем компонентам живой клетки». Лысенко назвал сессию ВАСХНИЛ, на которой он покончил со своими научными противниками, «великим праздником». Эта сессия отбросила генетику - ключевую науку современного естествознания − на несколько десятилетий назад. После сессии в вузах, в академиях и на опытных станциях выявляли и истребляли генетику, генетиков уволили с работы. Несмотря на огромный вклад советских ученых в начальный период развития генетики, теперь основные открытия делались западными учеными, нередко благодаря достижениям российских школ генетиков.

В период разгрома генетики в нашей стране в мировой генетике происходили выдающиеся события в познании тайн организации живого.

Начиная, с 40-х годов наступает новый этап в истории генетики. Исследования переходят на молекулярный и биохимический уровни, основным объектом в экспериментах становятся различные виды микроорганизмов. В 1941 г. американские исследователи Дж. Бидл (1903-1989) и 3. Тейтум (1909-1975) искусственно получили мутации у хлебной плесени *(Neurospora crassa),* нарушающие синтез определенных ферментов, изучение которых позволило выявить однозначное соответствие между генетической мутацией и активностью определенного фермента, необходимое на данной биохимической стадии метаболизма. Было выяснено, что ген детерминирует синтез одного специфического фермента. На основании этого ими сформулировано положение «один ген − один фермент», которое впоследствии было уточнено и звучало как «один ген − один полипептид». Авторы этой гипотезы были в 1958 г. удостоены вместе с Дж. Ледербергом Нобелевской премии, а в 1960 г. - Кимберовской премии.

Первые крупные открытия, имевшие значение в становлении молекулярной генетики, относятся к доказательствам генетической роли ДНК.

Английский микробиолог Ф. Гриффит в опыте с пневмококками в 1928 г., выявил неожиданное явление - трасформации. Эксперименти-

исследования стал ведущим принципом важнейших биологических дисциплин.

• *1872 г,* И.Д. Чистяковым было открыто митотическое деление ядра.

• *1873 г.* А. Шнейдер впервые представил описание стадий митоза

• *1874 г.* И.Д. Чистяков описал ряд стадий митоза в спорах плаунов, показав, таким образом, наличие хромосом.

• *1875 г.* Э. Страсбургер (1844-1912), О. Бючли и В. Майзель прояснили последовательную картину преемственности процессов и фаз деления клетки (митоз). В. Шлейхер для обозначения сложных процессов, происходящих в ядре, предложил термин «кариокинез». Немецкий биолог Оскар Гертвиг (1849-1920) описал слияние яйцеклетки и спермия у морского ежа. Показал, что число хромосом при оплодотворении удваивается путем слияния двух ядер гамет. Э. Страсбургер описал деление клетки у растений.

• *1877-1880 гг.* Открытие слияния пронуклеусов при оплодотворении у растений Э. Страсбургером и Н.Н. Горожанкиным (1848-1904).

• *1878 г.* В. Флемминг на примере развивающихся личинок саламандры показал последовательные стадии митоза с описанием изменений ядра, описал явление расщепления отдельных хромосом на две с последующим их расхождением по дочерним клеткам.

• *1880 г.* В. Флемминг ввел понятие «хроматина» как окрашенного содержимого ядра.

• *1882 г.* В. Флемминг открыл хромосомы типа ламповых щеток и митотическое деление клеток, пришел к выводу о постоянстве числа хромосом в клетках данного вида, предложил термин «митоз».

• *1883 г,* Э. ван Бенеден (1846-1910) подтвердил, что хромосомы потомства происходят главным образом от обоих родителей (в результате слияния клеток зародышевого пути), кроме этого, до мельчайших деталей повторяют строение материнской хромосомы. В. Ру (1850-1924), наблюдая поведение хромосом в мейозе, пришел к выводу об их участии в передаче наследственности и отметил огромное значение факта продольного расщепления хромосом (ядреная гипотеза наследственности).

• *1883 - 1884 гг.* Открытие явления оплодотворения у животных и растений привело к формированию представления об ядре как носителе наследственности − В. Ру, Э. Страсбургер, О. Гертвиг.

• *1884-1887 гг.* Открыто явление расщепления хромосом -Л. Гейзер, Л. Гиньяр, Э. ван Бенеден.

• *1885 г.* К. Рабль установил постоянство хромосомного набора.

• *1887 г.* В. Флемминг и Э. ван Бенеден описали редукционное деление - мейоз.

• *1888 г.Е.* Вальдейер (1836-1921) ввел в широкое употребление термин «хромосома». В. Флемминг предложил различать в цикле деления клетки три фазы: про-, мета-, анафазу

• *1990 г.* Переоткрытие законов Г. Менделя - К. Корренг, Г. де Фриз, Э.Чермак

Итак, цитологический анализ таких важнейших биологических процессии, как митоз, мейоз, оплодотворение у животных и растений, определил весь дальнейший успех и зарождении и развитии генетики. Открытия в цитологии четко указывали на наличие материальных носителей наследственности хромосом, локализованных в клеточном ядре, и позволяли объяснить постулированный Менделем механизм распределения наследственных единиц.

3.4. Основные этапы развития генетики

Наиболее значимые открытия, заложившие основы генетики были сделаны в XIX в. Расцвет генетики в двадцатом столетии связан с открытием генов − основной физической, функциональной, дискретной единицы наследственности.

Большое значение для науки имели такие открытия, как клеточная теория, ядерная теория наследственности и роль хромосом в наследственности.

С 1838-1839 и до 1900 г. − первый этап развития генетики: создание клеточной теории, открытие законов Г. Менделем, заложены основы развития генетики. С 1900 по 1940 г. − второй этап.

В 1901 г. Г. де Фриз сформулировал мутационную теорию, согласно которой, наследственные признаки не являются абсолютно константными, а могут скачкообразно изменяться вследствие изменения − мутирования их задатков.

Двумя годами раньше русским ботаником С.И. Коржинским (1861-1900) в работе «Гетерогенезис и эволюция» (1899) сформулирована теория гетерогенезиса, во многом сходная с мутационной теорией Г. де Фриза.

Первое десятилетие после вторичного открытия законов Менделя в истории генетики было периодом подлинного торжества менделизма.

во всем мире: работа Менделя, предположившая и доказавшая наличие дискретных материальных единиц наследственного материала (генов), материальная природа генов, их способность к спонтанному и индуцированному мутагенезу, внутренняя сложность генов, их локализация в хромосомах и некоторые законы их изменчивости, − отрицались.

Осенью 1939 г. публичной дискуссией под эгидой редакции журнала «Под знаменем марксизма» завершилась следующая волна репрессивных мер по подавлению науки. Руководство партии и правительства перешло от научной дискуссии к идеологической. В 1940 г. был арестован Н.И. Вавилов, директором Института генетики АН СССР стал Т.Д. Лысенко (1898-1976). Тогда же были арестованы многие крупнейшие профессора-генетики.

Августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. провозгласила в стране с богатейшими научными традициями официальный запрет на исследования в области структурно-функциональной организации наследственного материала и законов наследования. Сделано это было не на основании глубокого научного анализа и не в борьбе за научную истину. Проект заключения сессии «О положении в советской биологической науке» содержал следующее «...ЦК ВКП(б) считает, что в биологической науке сформировались два диаметрально противоположных направления: одно направление прогрессивное, материалистическое, мичуринское, названное по имени его основателя, выдающегося советского естествоиспытателя, великого преобразователя природы И.В. Мичурина и возглавляемое ныне академиком Т.Д. Лысенко; другое направление - реакционно-идеалистическое, менделевско-моргановское, основателями которого являются буржуазные биологи − Вейсман, Мендель, Морган и последователи их в советской биологической науке - академик И.И. Шмальгаузен, профессор А.Р. Жебрак, Н.П. Дубинин, Н.К. Кольцов, А.С. Серебровский, М.С. Навашин и другие». В заключении говорилось: «...В науке, как и в политике, противоречия разрешаются не путем примирения, а путем открытой борьбы...»

На сессии академик Т.Д. Лысенко в основном докладе «О положении в биологической науке» говорил о чуждости менделизма-вейсманизма-морганизма советскому народу, стороннику творческого прогрессивного мичуринского учения, отвергал основные положения генетики. «Менделисты-морганисты-вейсманисты полагают, что за нас-

нового направления в цитогенетике и селекции пшениц. А. Р. Жебрак поставил перед собой задачу исследовать процесс образования более крупных таксономических единиц, таких как виды. А.Р. Жебрак выяснял не только вопросы формообразования, но и получения практически ценных иммунных сортов пшеницы на основе отдаленных скрещиваний. Путем обработки 0,1%-ным раствором колхицина гибридных семян он в 1938 г. получил плодовитые амфидиплоиды от скрещивания *T. durum* x *T. monococcum* и *T. durum* x *T.timopheevii*. В результате скрещиваний *T. durum* x *T. monococcum* получен 42-хромосомный амфидиплоид, отличающийся от существующих видов. Этому виду было дано название *Triticum edwardi* Zheb.

Успешный ресинтез представителя 42-хромосомной группы пшениц позволил А.Р. Жебраку утверждать, что эти виды могли произойти посредством гибридизации в природе 28-хромосомных видов с 14-хромосомными видами злаков и последующего удвоения числа хромосом у гибридов.

Совершенно особое место в отечественной науке занимает личность Николая Ивановича Вавилова (1887-1943). Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (1919 г.), закон о гомологических рядах в наследственной изменчивости (1920 г.), учение о центрах происхождения культурных растений (1926 г.) и ряд оригинальных работ по научным основам селекции, являются крупным вкладом Вавилова в мировую науку и, прежде всего, в ту ее область, которая в значительной степени обеспечила процесс в селекции растений.

К концу 30-х годов завершился классический этап плодотворного развития генетики. К сожалению, уже в начале 30-х годов в нашей стране сложились неблагоприятные условия для генетических исследований. Грубое вмешательство на идеологической основе партийных и государственных деятелей в биологическую науку привело к тяжелым последствиям.

Кульминацией развернутой научной дискуссии по вопросам генетики в 1935-1936 гг. стала декабрьская сессия ВАСХНИЛ1936 г., главной темой которой были «Спорные вопросы генетики и селекции». А.С. Серебровский, выступая на сессии, говорил, что ведется неистовая борьба против одного из величайших достижений XX в., мы сталкиваемся по существу с попытками отбросить нашу науку назад на полстолетия. Факты классической генетики, экспериментально доказанные и признанные основные типы преобразований хромосом

Значительный вклад в генетику внес английский биолог У. Бэтсон (1861-1926), по словам Н.И. Вавилова, «первый апостол нового учения». Именно Бэтсон предложил термин «генетика», ввел такие понятия, как гомозиготность, гетерозиготность, гаметы, аллеломорфы, чистота гамет и другие, установил взаимодействие генов и обнаружил явление сцепленного наследования.

У. Бэтсон возглавлял в Мертоне знаменитый на тот период Институт садоводства. В то время Англия была мировым монополистом в выведении новых пород животных и снабжала их представителями весь мир. Создание пород сопровождалось большой работой по раскрытию законов наследственности и изменчивости. Для Бэтсона, как и для других ученых, вопросы изменчивости и наследственности представляли интерес, в первую очередь, как подход к разрешению задач эволюции, закономерностей появления новых форм. Собрав за многие годы почти дарвиновского масштаба количество фактов прерывистой изменчивости, на их основе Бэтсон в 1894 г. издает монументальную книгу «Материалы к изучению изменчивости». Этот труд до сих пор рассматривается как одна из крупных вех в развитии биологической мысли. Взгляды Бэтсона на роль прерывистой изменчивости в эволюции, за десятилетие до переоткрытия законов Г. Менделя (1900 г.), создали фон, на основе которого эти законы смогли быть восприняты. В июле 1899 г. в Лондоне состоялась Первая международная конференция по гибридизации, на которой Бэтсон выступил с докладом «Гибридизация и скрещивание как метод научного исследования». Методика экспериментальных скрещиваний, изложенная Бэтсоном в его докладе, оказались схожей с методикой Г. Менделя.

Ко времени вторичного открытия работы Менделя Бэтсон и его коллеги получили и описали более 1000 вариантов гибридных цыплят первого поколения по наследованию признаков, сцепленных с полом, формы гребня, окраски и рисунка оперения, а также полидактилии, а по нескольким видам растений получили и описали, кроме гибридов первого поколения, также и гибриды второго поколения. Благодаря У. Бэтсону, именно в Англии менделизм наиболее прочно утвердился, и в короткий срок родилась новая биологическая наука — генетика. Метод Менделя и его законы казались Бэтсону всеобщими и перспективными, они предоставили ему аналитический инструмент и теоретический фундамент, на основе которых легко можно объяснить прерывистую

изменчивость. У. Бэтсон первым доказал, что законы Менделя, открытые на растительных объектах, приложимы также и к животному миру. Подготовленность У. Бэтсона к пониманию классической работы и теории Г. Менделя была удивительной исторической удачей, поскольку после вторичного открытия работа Г. Менделя вызвала резкое её неприятие видными учеными особенно на родине дарвинизма, в Англии. Большая историческая заслуга У. Бэтсона в том, что, защитив работу Г. Менделя и ее биологическую значимость и предотвратив возможное вторичное временное забвение, он ускорил становление навой науки – генетики.

Первые годы становления и развития генетики были особенно трудным периодом и сложным процессом, поскольку происходила не революция существующей науки, а создание новой. Широкое экспериментальное исследование Бэтсоном и его коллегами разных типов взаимодействия неаллеломорфных наследственных факторов с применением способа факториального (генного) анализа резко расширило представление о сложной генетической природе признаков организма, указывало пути дальнейшего развития генетики и дало толчок к объяснению цитологического механизма менделевской наследственности. В результате к 1910 г. генетика превратилась в престижнейшую биологическую науку, а Кембриджский университет, где работал У. Бэтсон и его коллеги-генетики, все первое десятилетие XX в. служил Международным центром генетики. На завещанные частные средства успешного английского предпринимателя Джона Иннеса в Англии в 1910 г. учрежден первый исследовательский институт, изучающий вопросы генетики, и его первым директором назначен профессор У. Бэтсон. Известность Бэтсона обеспечивала известность и самому Садоводческому институту. Бэтсон оказался мудрым и сильным руководителем, он заложил в научную программу института широкую исследовательскую тематику, содержащую и генетические, и отраслевые садоводческие задачи исследований. В институте проводилось широкое изучение генетических и биологических вопросов. По менделевской методике велась селекция садовых и овощных культур, изучались фитопатология и энтомология, генетика паразитических микроорганизмов и множество других вопросов практического садоводства. Бэтсон старался, чтобы генетические исследования приносили и научную, и практическую пользу. В 1913 г.

преобразований хромосом и изменений хромосом в процессе эволюции видов.

Георгий Дмитриевич Карпеченко (1927 г.) создал первый капустно-редечный гибрид, показал возможность объединения двух геномов.

Александр Сергеевич Серебровский организовал в 1930 г. кафедру генетики в Московском университете. Исследования А.С.Серебровского посвящены столь различным вопросам, таким как частная генетика отдельных видов животных, генетика популяций и геногеография, генетический анализ и селекция сельскохозяйственных животных, генетический метод борьбы с вредными насекомыми, строение гена и его эволюция, закономерности органической эволюции, антропогенетика. Результаты длительной работы по разработке теории генетического анализа обобщены А.С. Серебровским в монографии «Генетический анализ», изданной посмертно в 1970 г., в предисловии к которой сам автор писал, что он избран путь изложения теории генетического анализа как самостоятельной, в значительной степени математической дисциплины.

Первые лекции по генетике были прочитаны в МГУ еще в 1907 г. Николаем Константиновичем Кольцовым, с именем которого связаны яркие страницы истории отечественной биологии. На кафедре экспериментальной зоологии Московского университета, которую Н.К. Кольцов возглавлял с 1918 по 1930 г., и начались генетические исследования, положившие начало формированию Московской генетической школы. К этой школе принадлежали ученики Кольцова: Б.Л. Астауров, Н.П. Дубинин, И. А. Рапопорт, А. С. Серебровский, Н.В. Тимофеев-Рессовский, Н.И. Шапиро и многие другие, чьи научные труды внесли крупный вклад в развитие генетики. Н.К. Кольцов предложил модель матричного синтеза белка.

В работах Сергея Николаевича Давиденкова можно проследить хронологическую преемственность от простого изучения отдельных форм наследственных болезней до разработки эволюционно-генетических проблем. Генетические работы С.Н. Давиденкова можно подразделить на 4 направления: наследственные болезни нервной системы, медико-генетическое консультирование, причины клинического полиморфизма наследственных болезней и эволюционно-генетические проблемы в невропатологии.

Работы Антона Романовича Жебрака по экспериментальному получению амфидиплоидов позволили заложить генетические основы

Юрий Александрович Филипченко основал в 1919 г. первую кафедру генетики при Петроградском университете, развил генетику количественных признаков.

Георгием Андреевичем Левитским были разработаны тонкие методы работы с хромосомами: способы окраски, фиксирования, анализа материала. В современных кариосистематических работах термины «кариотип» и «идиограмма» используются в интерпретации Г.А. Левитского. В понятие кариотипа входит комплекс ядерных признаков, распространяющий свое значение на особь, расу, вид, род и др., а идиограмма является графическим изображением кариотипа на основе анализа морфологии хромосом. Г.А. Левитский обосновал значение для систематики нового признака − кариотипа, а именно числа, размеров и морфологии хромосом.

Изложенная в монографии «Морфология хромосом: История. Методика. Факты. Теория» (1931 г.) классификация основных морфологических типов хромосом сохранила свое значение до настоящего времени и получила распространение в мировой практике, лишь с заменой названий, предложенных ГА. Левитским, на английские.

Непосредственно вслед за появлением первых работ о повреждающем действии рентгеновских лучей на хромосомы дрозофилы Г.А. Левитский и Л.Н. Делоне развернули исследования преобразований хромосом растений под влиянием рентгеновских лучей. Г.А. Левитский для облучения использовал растения, имеющие небольшое число хромосом с хорошо выраженными структурными особенностями − рожь *(Seca1e cereale),* вику (*Viciaa sativa)* и скерду *(Crepis caillaris).* Совместно с А.Г Аратяном он выявил все основные первичные (разбухание хромосом, их слипание, разрывы) и вторичные последствия действия рентгеновских лучей на хромосомы. Они обнаружили и описали у ржи, вики и скерды все типы хромосоных перестроек, обнаруженные в метафазах – фрагменты, транслокации и делеции, показали, что многие перестроенные хромосомы сохраняются в ряду клеточных генераций.

В результате Г.А. Левитский подошел к обнаружению фундаменталъной закономерности, относящейся к центромере: «Фрагменты, лишенные кинетической перетяжки, по-видимому, не передаются в последующие генерации клеток и таким образом исключаются из набора». Исследования, проведенные Левитским и Аратяном на заре радиационной цитогенетики, относятся к первым образцам работ, указавшим методы анализа хромосомных аберраций, вскрывшим основные типы

Бэтсон опубликовал книгу «Проблемы генетики», которая включала в себя его представления относительно главных спорных вопросов биологии, и самых значительных из них - эмбриологии и эволюции, а также опубликовал третье издание книги «Менделевские принципы наследственности». Высокая требовательность Бэтсона к исследовательской работе по самому высокому стандарту, к достоверности и качеству полученных генетических данных отличали руководимые им исследования. Институт очень скоро приобрел мировую известность, и роль Международного генетического центра от Кембриджского университета перешла к Садоводческому институту. В институт приезжали на стажировку по генетическим исследованиям специалисты из разных стран, в том числе и из России. В Садоводческом институте в 1913-1914 гг. стажировался Н.И. Вавилов и считал В. Бэтсона своим учителем по генетике, а в 1926 г. – Г.Д. Карпеченко. Первая мировая война нарушила осуществление намеченной Бэтсоном научной программы и прервала стажировку Н.И. Вавилова в научных центрах Европы. Осенью 1914 г. Вавилов вернулся в Россию, научные контакты были прерваны на 7 лет.

Важно отметить, что после вторичного открытия законов Менделя очень бурно стали развиваться исследования по гибридизации растений и животных. Но вскоре выяснилось, что многие результаты по расщеплению и характеру наследования не укладываются в менделевские схемы. Одним из тех, кто сумел объяснить эти отклонения, связанные с аллельным и неаллельным взаимодействием генов, со сцепленным наследованием, был вышеупомянутый У. Бэтсон.

Уже вскоре после 1900 г. встал вопрос, что такое ген и где он в клетке расположен. Молодой американский исследователь У. Сэттон (1903) и немецкий биолог Т. Бовери в 1902 г. обратили внимание на удивительный параллелизм в поведении хромосом при мейозе и менделировании наследственных факторов при гибридизации, положив начало новому направлению генетики – хромосомной теории наследственности, обоснование которой происходило в 1910-1916 гг.

В 1910 г центр открытий переходит из Европы в Америку. В центре внимания оказалась американская школа Т. Моргана (1866-1945), будущего лауреата Нобелевской премии, который со своими талантливыми учениками А. Стёртевантом (1891-1970), К. Бриджесом (1889-1938) и Г. Меллером (1890-1967) использовал уникальную по своим биологическим признакам плодовую мушку *(Drosophila me1a-*

nogaster) и разработал стройную хромосомную теорию наследственности, обосновав такие фундаментальные положения, как линейное, сцепленное расположение генов в хромосомах, параллелизм между числом гомологичных пар хромосом и количеством групп сцепления, рекомбинирование генов между гомологичными хромосомами (кроссинговер). На основе этой теории ген рассматривался как единица рекомбинации, единица мутации и единица функции. Прямые доказательства, что в основе генетической рекомбинации лежит кроссинговер, т.е. физический обмен между гомологическими хромосомами, были получены в 1931 г. независимо друг от друга на кукурузе Х. Крейтон и Б. Мак-Клинток (1902-1992) и на дрозофиле К. Штерном (1902-1981).

Понятие «ген», столь успешно вошедшее в генетику, было предложено датским физиологом В. Иоганнсеном (1857-1927) в 1909 г., наряду с такими понятиями как «генотип», «фенотип» и «аллель». В 1903 г. в работе, ставшей классической, «О наследовании в популяциях и чистых линиях» он сформулировал принципы отбора у самоопыляющихся видов растений, которые сыграли исключительную роль, как в генетических исследованиях, так и в селекционной практике.

Новый плодотворный этап в генетике был связан с обнаружением мутагенного эффекта разнообразных физических и химических агентов. В первой четверти XX в. теория мутаций основывалась, главным образом, на наблюдаемых в природе и экспериментах спонтанных мутациях. В 1925 г. русские ученые Г.А. Надсон (1867-1940) и Г.С. Филиппов впервые получили искусственные мутации путем радиоактивного облучения низших грибов. Американские ученые Г. Меллер (1927 г.) и Дж. Стадлер (1896-1954) в 1928 г. независимо друг от друга продемонстрировали мутагенный эффект рентгеновских лучей, соответственно на дрозофиле и кукурузе.

Первые химические мутагены в нашей стране были открыты в 30-х гг. В.В. Сахаровым (1902-1969), М.Е. Лобашевым (1907-1971) и Ф.А. Смирновым. Сахаров показал мутагенное действие йода, Лобашев − аммония, Смирнов − уксусной кислоты.

В 1939 г. С.М. Гершензон (1906-1998) открыл сильный мутагенный эффект экзогенной ДНК у дрозофилы.

Несколько позже химический мутагенез получил широкое применение благодаря новаторским работам русского генетика И.А. Рапопорта (1912-1990) и английского генетика Ш. Ауэрбах (1899-1994), открывшим супермутагены. Исследования по индуцированному мутагенезу внесли существенный вклад в познание структуры и функции гена. Из отечественных генетиков в этой области эффективно работали А.С. Серебровский (1892-1948), Н.П. Дубинин (1906-1998), Д.Д. Ромашев (1899-1963), Б.Н. Сидоров (1908-1980), а в получении селекционно-ценных мутантов А.А. Сапегин (1883-1946) и Л.Н. Делоне (1891-1969). В 1929 г. А.С. Серебровский и Н.П. Дубинин сформулировали центровую теорию строения гена. Неправильность теории неделимости гена была окончательно показана на микроорганизмах.

Успешное развитие генетических исследований привело к тому, что генетику стали противопоставлять эволюционной теории. Однако основополагающие работы русского генетика С.С. Четверикова (1880-1959), английских генетиков Р. Фишера (1890-1962) и Д. Холдейна (1892-1964), американского генетика С. Райта (1889-1981) убедительно доказали, что генетический подход позволяет развивать теорию эволюции.

Сергей Сергеевич Четвериков разработал генетические основы популяций. В основополагающей работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926 г.). Четвериков подробно рассмотрел биолого-генетические основы эволюции (роль мутаций, распространение мутаций в условиях свободного скрещивания, роль естественного отбора и изоляции, роль генотипической среды). С.С. Четвериков и его ученики Н.К. Беляев, С.М. Гершензон, П.Ф. Рокицкий и Д.Д. Ромашов впервые осуществили экспериментально-генетический анализ природных популяций дрозофилы, полностью подтвердивший их насыщенность рецессивными мутациями.

В 30-40-х годах в нашей стране был достигнут высокий уровень генетических исследований. Страна занимала второе место после США. Советские генетики вышли на передовые рубежи мировой науки благодаря исследованиям С.С. Четверикова, Ю.А. Филипченко (1880-1930), Б.Л. Астаурова (1905-1974), Г.А. Левитского (1878-1942), А.С. Серебровского (1892-1948), Г.Д. Карпеченко (1899-1942), Н.К. Кольцова (1862-1940), Г.К. Мейстера (1873-1943), А.Р. Жебрака (1901-1965), С.Г. Левита, С.Н. Давиденкова (1880-1961) и др.