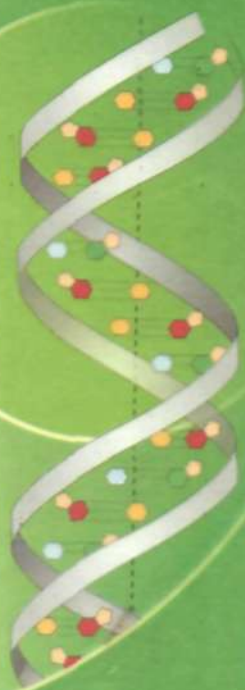
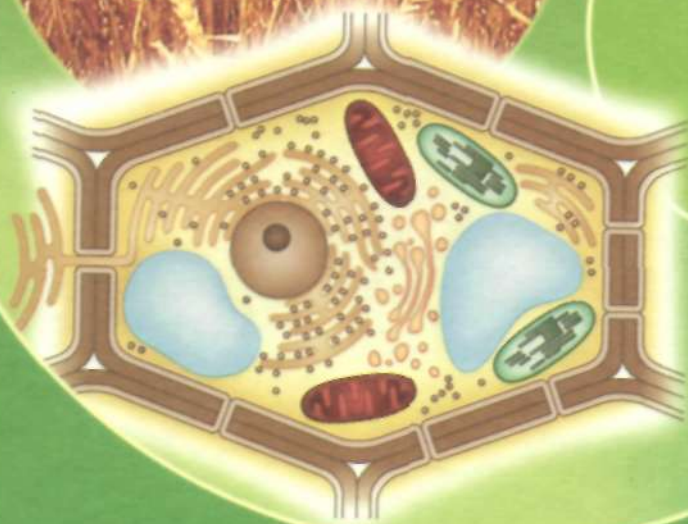


# БИОЛОГИЯ

# 10



## Глава 6

# Наследственность и изменчивость организмов

### § 44. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя

**Понятие о наследственности и изменчивости.** Наследственность — это свойство всех живых организмов сохранять и передавать свои признаки и свойства последующим поколениям. Благодаря этому каждый вид живых организмов сохраняет на протяжении длительного времени характерные для него черты. Например, современная кистеперая рыба *латимерия* мало отличается от своих древних предков, живших около 400 млн лет назад.

Процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов другому называется **наследованием**. В основе наследования лежит способность ДНК хромосом к репликации. Дочерние хромосомы во время клеточного деления равномерно распределяются между дочерними клетками. В хромосомах локализованы гены (участки молекул ДНК), кодирующие все белки организма; белки в свою очередь определяют развитие признаков. Совокупность наследственных задатков (генов) организма называется **генотипом**, а совокупность всех признаков и свойств организма — **фенотипом**.

**Изменчивость** — способность организмов в процессе жизнедеятельности приобретать новые и терять старые признаки под воздействием различных факторов среды. Благодаря изменчивости особи в пределах вида различаются между собой.

Наследственность и изменчивость организмов изучает **генетика**. Основным методом исследований в генетике является *гибридологический* метод, заключающийся в определенной системе скрещиваний (гибридизации) организмов, отличающихся друг от друга по одной, нескольким или многим парам альтернативных (противоположных) признаков с последующим анализом потомства. Кроме этого, используются *цитогенетический* (изучение морфологии хромосом), *биохимический* (исследование содержания нуклеиновых кислот, белков и других веществ в клетках организмов), *онтогенетический* (изучение проявления действия генов в онтогенезе, т. е. в процессе индивидуального развития организма) и другие методы. В генетике широко применяются также статистические методы анализа.

**История изучения наследственности.** Изучение характера и способов передачи признаков потомству при гибридизации у растений и животных проводилось еще в XVIII в. В 1760 г. немецкий ученый, член Российской Академии наук И. Г. Кельрейтер осуществил первые опыты по искусственной гибридизации у растений и доказал, что в формировании признаков у потомков при-

нимают участие оба растения-родителя. При искусственном перенесении пыльцы с цветка растения одного сорта на пестик цветка растения другого сорта образуются семена, происходящие от растений двух сортов сразу. Растения, выросшие из таких семян, называются гибридами (гибридами первого поколения). Кельрейтер обратил внимание на то, что у гибридов одни признаки проявляются, т. е. доминируют над другими, и что у них могут проявляться признаки, скрытые в предыдущих поколениях.

В конце XVIII в. английский растениевод Т. Найт, скрещивая различные сорта гороха, обнаружил, что у гибридов первого поколения признаки одного родителя в количественном отношении преобладают над признаками другого. А в последующих поколениях он находил растения, у которых проявились ранее скрытые признаки.

В середине XIX в. французские ботаники О. Сажрэ и Ш. Ноден, изучая гибриды *тыквы* по таким признакам, как окраска мякоти плодов (желтая и белая) и семян (желтые и белые), обнаружили, что при скрещивании разных сортов с различающимися признаками у гибридов первого поколения проявляются признаки только одного из родителей. Эти признаки были названы *доминантными* (от лат. *доминантус* — господствующий), а признаки подавляющиеся, не проявляющиеся у гибридов первого поколения, *рецессивными* (от лат. *рецессус* — отступление).

Таким образом, к середине XIX в. ученые и практики из многих стран обнаружили такие особенности наследования признаков, как доминирование, единообразие гибридов первого поколения, расщепление и перекомбинирование наследственных задатков при гибридизации. Однако установить механизмы этого явления не удалось, так как одновременно изучалось наследование нескольких признаков и не допускалась возможность их разъединения в процессе наследования.

**Изучение наследственности Г. Менделем. Гибридологический метод.** Механизмы и закономерности наследования признаков раскрыл чешский естествоиспытатель Г. Мендель в 1855—1865 гг. В чем же состояло отличие его работ от работ предшественников? Главная заслуга Менделя в том, что он сумел правильно поставить задачу исследования — выяснить, как наследуются **отдельные признаки**. Для этого он применил гибридологический метод. Для скрещивания он отбирал родительские особи с константными (воспроизводимыми из поколения в поколение при скрещивании в пределах родственных форм) признаками. Им выбирались родительские растения, контрастно отличающиеся друг от друга по парам альтернативных признаков.

Удачно был выбран Менделем объект исследования — *горох посевной* (*Pisum sativum*). Он легко культивируется, неприхотлив, дает многочисленное потомство, у него много сортов, потомство от скрещивания которых хорошо размножается. Мендель из 34 сортов гороха выбрал 22, четко отличающихся по

**Мендель** Грегор Иоганн (1822—1884) — выдающийся чешский ученый-естествоиспытатель. Основположник учения о наследственности. Впервые обнаружил существование наследственных факторов, впоследствии названных генами.



семи парам контрастных признаков: желтая или зеленая окраска семян, их гладкая или морщинистая поверхность, фиолетовые или белые цветки, их пазушное или верхушечное размещение, высокие (до 2 м) или низкие (до 60 см) стебли, зеленые или желтые, вздутые или сжатые с перетяжками плоды-бобы (рис. 99). Для этого он в течение двух лет проверял «чистоту сорта»: предоставил расте-



Рис. 99. Семь признаков, наследование которых изучал Мендель

ниям возможность самоопыляться (горох — самоопыляющееся растение) и выбрал сорта, где потомки в ряду поколений не изменялись по внешнему виду и не давали расщепления. В дальнейшем такие группы организмов были названы **чистыми линиями**.

Кроме того, Мендель использовал точные количественные методы для учета распределения признаков в гибридных поколениях и проводил индивидуальный анализ потомства от каждого гибридного поколения отдельно по каждой паре признаков.

Перечисленные приемы исследования составили принципиально новый гибридологический метод, открывший целую эпоху в изучении наследственности и изменчивости. Совокупность генетических методов изучения наследственных свойств организма (его генотипа) называют **генетическим анализом**.

В своей работе Мендель анализировал наследование, учитывая сначала одну пару альтернативных признаков, затем две, три и т. д., называя скрещивание соответственно моно-, ди- и полигибридным.

Скрещивание двух организмов еще в XVIII в. было названо **гибридизацией**, а потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью — **гибридным**.

**Моногибридное скрещивание. Закон единообразия гибридов первого поколения.** Моногибридным называется такое скрещивание, при котором родительские организмы отличаются друг от друга по одной паре альтернативных признаков.

В одном из опытов Мендель изучал наследование окраски семян гороха при скрещивании растений, выращенных из желтых семян, с растениями, выращенными из семян зеленого цвета. В первом гибридном поколении ( $F_1$ ) наблюдалось единообразие особей, причем у гибридов проявлялся признак только одного родителя:

$P$ : ♀ желтый цвет горошины × ♂ зеленый цвет горошины  
 $F_1$ : все растения имеют горошины желтого цвета

При анализе закономерностей наследования признаков исследователи для записи системы скрещиваний пользуются международной символикой:  $P$  — родительские особи (от лат. *parentes* — родитель); ♀ — женская особь; ♂ — мужская особь;  $G$  — гамета,  $F$  — гибридное потомство (от лат. *filiale* — дочерний) с соответствующими индексами ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  и т. д.); значок «X» используется для обозначения скрещивания.

Следовательно, у гибридов первого поколения из пары признаков проявляется только один. Второй признак как бы исчезает, не развивается. Преобладание у гибрида признака одного из родителей называется **доминированием**.

Мендель обнаружил также, что все гибриды первого поколения оказались единообразными по каждому из семи перечисленных выше исследуемых признаков.

Явление доминирования одного признака над другим у гибридов первого поколения и единообразие гибридов по этому признаку впоследствии было названо **законом единообразия гибридов первого поколения** или **первым законом Менделя**.

Этот закон звучит следующим образом: при скрещивании двух особей чистых линий одного вида, отличающихся по одной паре альтернативных признаков, гибриды первого поколения по доминантному признаку будут единообразными.

**Закон расщепления.** Во втором поколении при самоопылении гибридов первого поколения обнаружилось выщепление подавленного (рецессивного) в предыдущем поколении родительского признака у  $\frac{1}{4}$  части потомства:  $\frac{3}{4}$  растений имели горошины желтого цвета и  $\frac{1}{4}$  — горошины зеленого цвета.

Такое же расщепление было обнаружено Менделем и по другим исследуемым признакам ( $\frac{3}{4}$  растений в  $F_2$  имели доминантные признаки и  $\frac{1}{4}$  — рецессивные).

Следовательно, рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчез, а только был подавлен и вновь проявился во втором поколении. Это обобщение позднее было названо **законом расщепления** или **вторым законом Менделя**, который звучит так: при скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление по альтернативным признакам в соотношении: 3 части особей с доминантным признаком к 1 части особей с рецессивным признаком.

Необходимо отметить, что идеального соотношения 3:1 обычно не обнаруживалось ни в одном опыте. Например, изучая расщепление по окраске семян, Мендель исследовал 8023 горошины и получил соотношение: 6022 желтые и 2001 зеленая, что очень близко к соотношению 3:1. И только статистический анализ позволил установить характер расщепления.

Многочисленными наблюдениями ряда исследователей в последующие годы был установлен универсальный характер законов Менделя. Им подчиняются все живые организмы, в том числе человек, у которого изучено и описано много пар альтернативных признаков.

Выявленные Г. Менделем закономерности не были поняты его современниками и оказались по достоинству оценены только через 35 лет. В 1900 г. почти одновременно, но независимо друг от друга Г. де Фриз (Голландия) на *ослин-*

нике, маке и дурмане, К. Корренс (Германия) на горохе и кукурузе и Э. Чермак (Австрия) на горохе обнаружили те же закономерности наследования, что и Мендель. С этого момента всем стало очевидно, насколько велико значение исследований Менделя; именно им был открыт путь к разгадке тайны наследственности. Переоткрытие законов Менделя вызвало стремительное развитие генетики.

- ? 1. Что такое наследственность? Каково ее биологическое значение? 2. Что такое генотип и фенотип? 3. Что такое доминантный и рецессивный признаки? 4. Какие законы установил Мендель на основе моногибридного скрещивания? Сформулируйте их суть. 5. Какие непреложные правила положены Менделем в основу метода гибридологического анализа? 6. Проанализируйте признаки и свойства ваших комнатных или дачных растений или домашних животных. Попытайтесь выявить у них доминантные и рецессивные признаки.

## § 45. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании

*Понятие об аллельных, доминантных и рецессивных генах.* Чтобы выяснить, как будет осуществляться наследование признаков в третьем, четвертом и последующих поколениях, Мендель проращивал семена  $F_2$  и предоставил получившимся растениям возможность самоопыляться. У растений, выросших из семян зеленого цвета, семена всегда были зелеными. Однако растения, полученные из желтых семян, вели себя совершенно иначе. Оказалось, что желтые семена бывают двух типов, внешне совершенно не отличающихся: примерно одна треть из них давала растения с такими же семенами, а в потомстве желтых семян другого типа (они составляли  $\frac{2}{3}$ ) встречались желтые и зеленые семена в соотношении 3:1.

В чем же причина расщепления? Почему при дальнейшем самоопылении снова происходит расщепление в строго определенных соотношениях?

Для объяснения результатов своих наблюдений Мендель выдвинул следующую гипотезу. Альтернативные признаки, такие, как, например, желтая и зеленая окраска семян гороха, определяются какими-то наследственными факторами (задатками), которые передаются от родителей потомкам с гаметами.

Впоследствии эти наследственные задатки, ответственные за формирование признаков, стали называть **генами**. Каждый ген может существовать в одной или нескольких альтернативных формах. Такие формы называются **аллелями** или **аллельными генами**. Таким образом, есть два гена, определяющие окраску семян. Каждый из них может быть либо в форме, определяющей желтый цвет горошин (аллель желтой окраски — доминантный), либо в форме, определяющей зеленую окра-

ску (аллель зеленой окраски — рецессивный). Доминантные гены обозначаются прописными буквами латинского алфавита (например,  $A$ ), рецессивные — строчными ( $a$ ).

В зависимости от того, какие аллельные гены — одинаковые (доминантные или рецессивные) или разные — несет особь, различают гомозиготные ( $\frac{A}{A}$ ,  $\frac{a}{a}$ ) или гетерозиготные ( $\frac{A}{a}$ ) особи. Таким образом, гомозигота — это особь, несущая одинаковые аллельные гены ( $AA$ ,  $aa$ ), гетерозигота — особь, несущая разные аллельные гены ( $Aa$ ).

В опытах Менделя чистые линии (растения, не дающие расщеления в ряду поколений по изучаемому признаку) с желтыми семенами гомозиготны по этому признаку ( $\frac{A}{A}$ ). А растения с зеленой окраской семян, в потомстве которых все семена зеленые, гомозиготны по признаку ( $\frac{a}{a}$ ). Значит, гибридное потомство должно стать гетерозиготным, так как оно получает разные аллельные гены.

**Цитологические основы расщеления.** Расщеление во втором поколении обусловлено механизмом мейоза и одинаковой вероятностью встречи гамет. В результате мейоза при делении диплоидной первичной половой клетки образуются четыре гаплоидные гаметы, которые получают по одной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом, а соответственно по одному гену (аллелю) из каждой пары (рис. 100).

При слиянии гамет мужского и женского организмов образуется диплоидная зи-

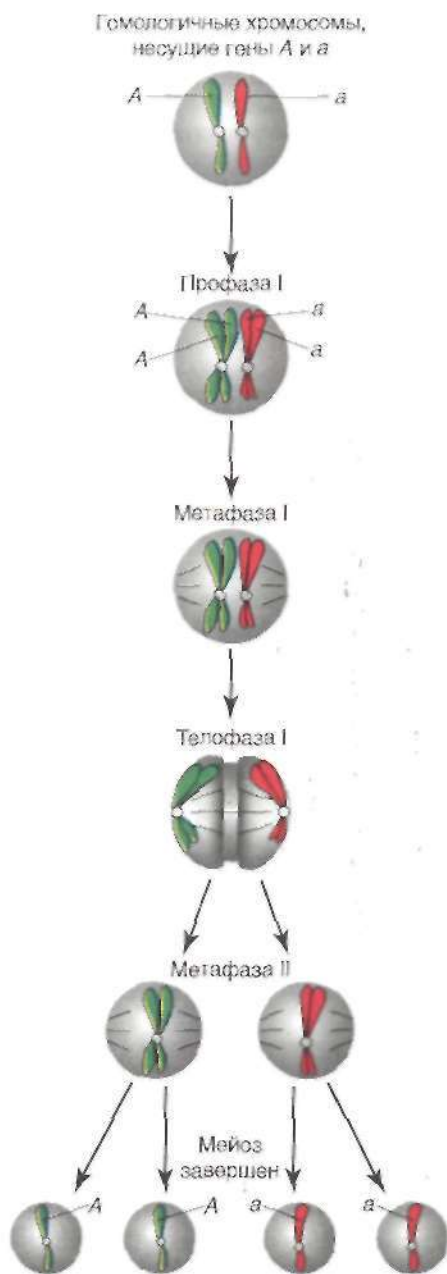


Рис. 100. Цитологические основы моногибридного скрещивания



Фенотипы первого поколения		Доминантный	×	Доминантный
Генотипы первого поколения		Aa	×	Aa
Случайное оплодотворение	♀ \ ♂	A		a
	A	AA		Aa
	a	Aa		aa

Рис. 101. Решетка Пеннета

гота, у которой вновь собираются пары гомологичных хромосом (по хромосоме от каждого родительского организма), а соответственно два гена, определяющих развитие признака.

Равновероятное сочетание гамет при скрещивании особей первого поколения обуславливает расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1 во втором поколении.

Для облегчения расчета сочетаний разных типов гамет английский генетик Р. Пеннет предложил производить запись в виде решетки, которая и вошла в литературу под названием **решетки Пеннета** (рис. 101). Слева по вертикали располагаются женские гаметы, сверху по горизонтали — мужские. В квадраты решетки вписывают образующиеся сочетания гамет, которые соответствуют генотипам зигот.

Таким образом, во втором поколении три части потомства получают доминантный признак, одна часть — рецессивный. Расщепление по генотипу составляет 1 : 2 : 1, т. е.  $\frac{1}{4}$  потомства представляет собой доминантные гомозиготы

$\left(\frac{A}{A}\right)$ ,  $\frac{2}{4}$  — гетерозиготы  $\left(\frac{A}{a}\right)$ ,  $\frac{1}{4}$  — рецессивные гомозиготы  $\left(\frac{a}{a}\right)$ .

- ? 1. Что такое ген? 2. Какие гены называются аллельными, доминантными и рецессивными? 3. Объясните понятия «гомозигота», «гетерозигота». 4. Каковы цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании? 5. Каковы цитологические основы расщепления признаков во втором поколении?

## § 46. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

**Дигибридное скрещивание.** Организмы различаются по многим генам и, как следствие, по многим признакам. Чтобы одновременно проанализировать наследование нескольких признаков, необходимо изучить наследование каждой пары в отдельности, а затем сопоставить и объединить все эти наблюдения. Именно так поступил Мендель.

Скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум парам альтернативных признаков (по двум парам аллелей), называется *дигибридным*. Гибриды, гетерозиготные по двум генам, называются *дигетерозиготными*.

**Независимое наследование признаков.** Для дигибридного скрещивания Мендель использовал гомозиготные растения гороха, различающиеся одновременно по двум парам признаков. Одни из скрещиваемых растений имели желтые гладкие семена, другие — зеленые морщинистые (рис. 102, с. 172).

Все гибриды первого поколения этого скрещивания имели желтые гладкие семена. Следовательно, желтая окраска семян доминирует над зеленой и гладкая форма над морщинистой. Обозначим аллели желтой окраски  $A$ , зеленой —  $a$ , гладкой формы —  $B$ , морщинистой —  $b$ . Гены, определяющие развитие разных пар признаков, называются *неаллельными*. В данном случае гены окраски семян  $A$  и  $a$  неаллельны генам, определяющим поверхность семян, —  $B$  и  $b$ . Родительские растения будут иметь генотипы  $AABB$  и  $aabb$ . Генотип гибридов  $F_1$  будет  $AaBb$ , т. е. дигетерозиготен.

Во втором поколении после самоопыления гибридов  $F_1$  в соответствии с законом расщепления вновь появились морщинистые и зеленые семена. При этом в опытах Менделя наблюдались следующие сочетания признаков: 315 желтых гладких, 101 желтое морщинистое, 108 зеленых гладких и 32 зеленых морщинистых семени, т. е. соотношение, очень близкое к  $9:3:3:1$ .

Чтобы выяснить, как ведет себя каждая пара аллелей в потомстве дигетерозиготы, целесообразно провести раздельный учет каждой пары признаков — по форме и окраске семян. Из 556 семян Менделем получено 423 гладких и 133 морщинистых, а также 416 желтых и 140 зеленых. Таким образом, и в этом случае соотношение доминантных и рецессивных форм по каждой паре признаков свидетельствует о расщеплении по фенотипу  $3:1$ , которое наблюдается при моногибридном скрещивании. Отсюда следует, что дигибридное скрещивание представляет собой, по существу, два независимо идущих моногибридных скрещивания.

Проведенные наблюдения убедительно показывают, что отдельные пары признаков ведут себя в наследовании независимо. Этот феномен отражает сущность третьего закона Менделя — закона независимого наследования признаков,

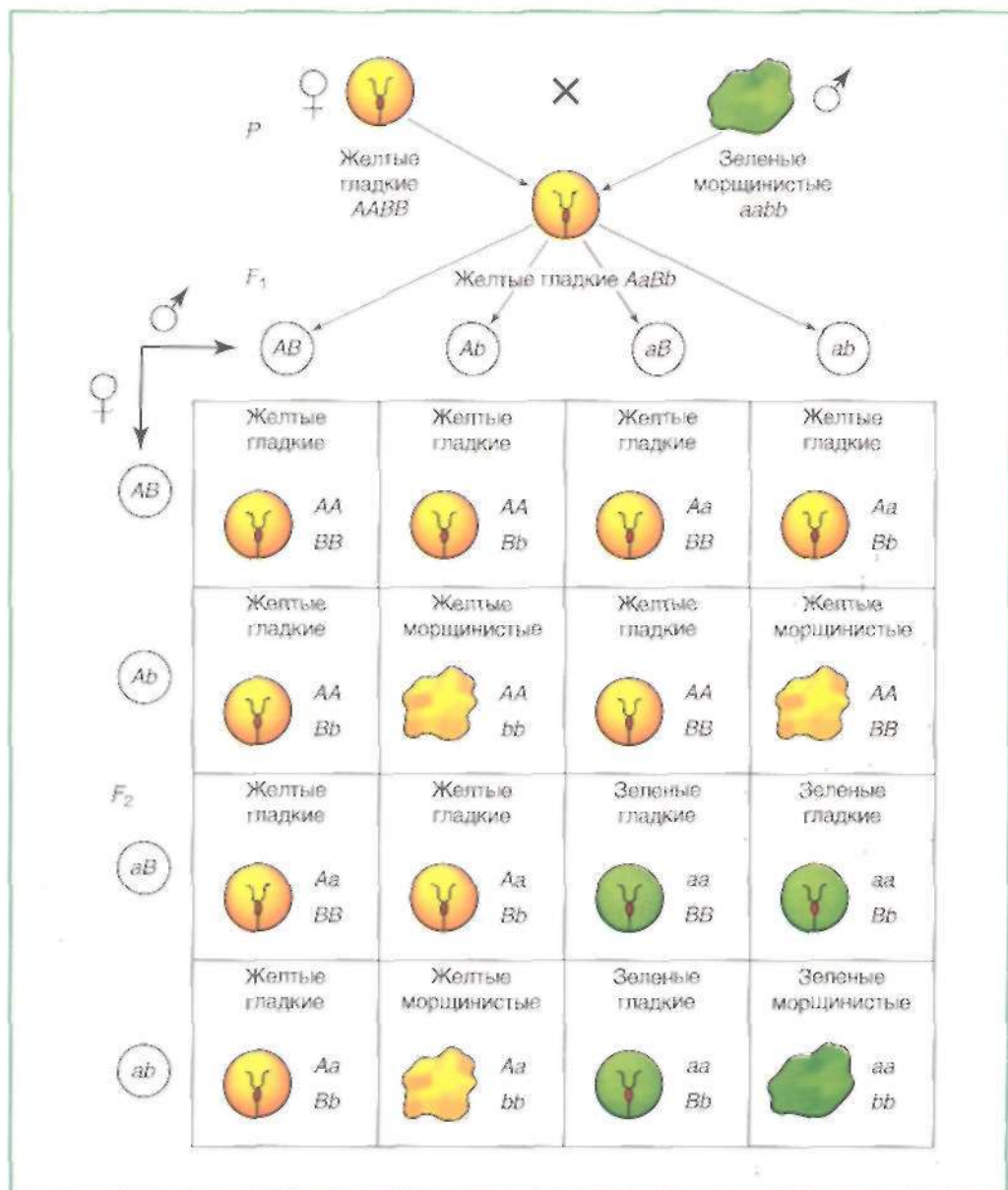


Рис. 102. Дигибридное скрещивание горохов, различающихся по окраске и форме семян ( $A$  — желтые,  $a$  — зеленые,  $B$  — гладкие,  $b$  — морщинистые)

или независимого комбинирования генов: при скрещивании особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях.

**Цитологические основы закона независимого наследования признаков.** Как известно, в профазе I мейоза гомологичные хромосомы конъюгируют, а в анафазе одна из гомологичных хромосом отходит к одному полюсу клетки, другая — к другому. При расхождении к разным полюсам негомологичные хромосомы комбинируются свободно и независимо друг от друга. При оплодотворении в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом, и гомологичные хромосомы, находящиеся в разных половых клетках родителей, соединяются.

Предположим, что каждая хромосома содержит только один ген. Палочковидные хромосомы несут аллель  $A$  или  $a$ , сферические —  $B$  или  $b$ , т. е. эти две пары аллелей находятся в негомологичных хромосомах (рис. 103, с. 174).

Гомозиготные родители ( $\frac{A}{A} \frac{B}{B}$  и  $\frac{a}{a} \frac{b}{b}$ ) формируют только один тип гамет ( $G$ ) с доминантными ( $A B$ ) или рецессивными ( $a b$ ) аллелями. При слиянии гамет образуется единообразное первое поколение гибридов. Эти гибриды дигетерозиготны ( $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ ), но так как у них присутствуют гены  $A$  и  $B$ , то по фенотипу они сходны с одним из родителей.

При мейозе у гибридных организмов из каждой пары гомологичных хромосом к полюсам отходит по одной хромосоме. При этом по причине случайности расхождения отцовских и материнских хромосом ген  $A$  может попасть в одну гамету с геном  $B$  или с геном  $b$ . Точно так же ген  $a$  может оказаться в одной гамете с геном  $B$  или с геном  $b$ . Поэтому гибриды образуют четыре типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$ . Образование каждого из них равновероятно, т. е. все эти типы гамет образуются в равных количествах. Свободное сочетание таких гамет в процессах оплодотворения заканчивается образованием 16 возможных вариантов зигот, а значит, и потомков.

Потомки подразделяются на четыре фенотипических класса: доминантные по обоим признакам — 9 частей, доминантные по первому и рецессивные по второму признаку — 3, рецессивные по первому и доминантные по второму — 3, рецессивные по обоим признакам — 1 часть. Используя фенотипический радикал  $A-$ , где вместо черточки может быть как доминантный, так и рецессивный ген (фенотип особи в обоих случаях будет одинаков), расщепление по фенотипу при дигибридном скрещивании можно представить следующим образом:  $9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb$ . Генотипических классов будет девять:  $1AABB; 2AABb, 1AAbb, 2Aabb, 4AaBb, 2AaBB, 1aaBB, 2aaBb, 1aabb$ .

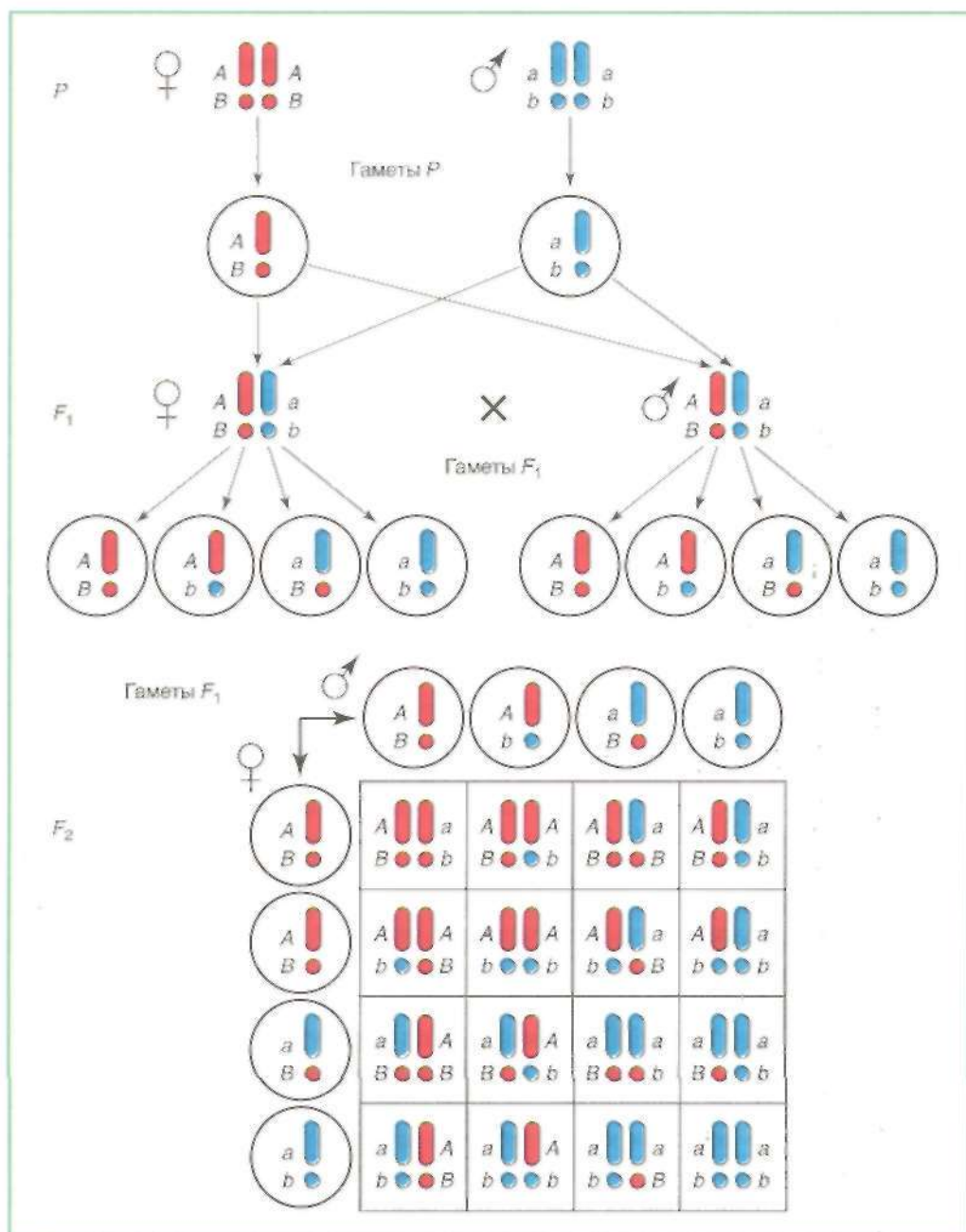


Рис. 103. Цитологические основы расщепления признаков при дигибридном скрещивании

- ? 1. Какое скрещивание называется дигибридным? 2. В чем сущность закона независимого наследования признаков? 3. Охарактеризуйте цитологические основы закона независимого наследования признаков. 4. Какая связь существует между первым, вторым и третьим законами Менделя? 5. Какое будет расщепление по генотипу и фенотипу в  $F_2$ , если гибриды второго поколения дигибридного скрещивания (см. решетку Пеннета) будут размножаться самоопылением? 6. Какое число типов гамет образуют особи с генотипами  $AaBbCcDd$  и  $aaBbDdKkPp$ ?

## § 47. Взаимодействие аллельных генов. Множественный аллелизм

**Явление неполного доминирования.** На примере наследования у гороха окраски семян и других признаков видно, что гены, определяющие развитие взаимоисключающих признаков, являются парными. Пару аллельных генов (аллелей), определяющих альтернативные признаки, называют *аллеломорфной парой*, а само явление парности — **аллелизмом**. Аллельные гены расположены в гомологичных участках (локусах) гомологичных хромосом.

Через много лет после классических исследований Г. Менделя стало ясно, что понятия «доминантный ген» и «рецессивный ген» являются относительными. У гена, определяющего какой-либо признак, могут быть и другие «состояния», которые нельзя назвать ни доминантными, ни рецессивными.

Иногда один аллельный ген не полностью подавляет проявление действия второго. При этом возникают промежуточные признаки, и признак у гомозиготной по доминантному гену особи будет не таким, как у гетерозиготной особи. Это явление получило название **неполного доминирования**. Примером неполного доминирования является наследование окраски цветков у растения *ночная красавица* (рис. 104). Как видно из рисунка, гомозиготные растения имеют либо красные ( $AA$ ) либо белые ( $aa$ ) цветки, а гетерозиготные ( $Aa$ ) — розовые. При скрещивании растения с красными цветками и рас-

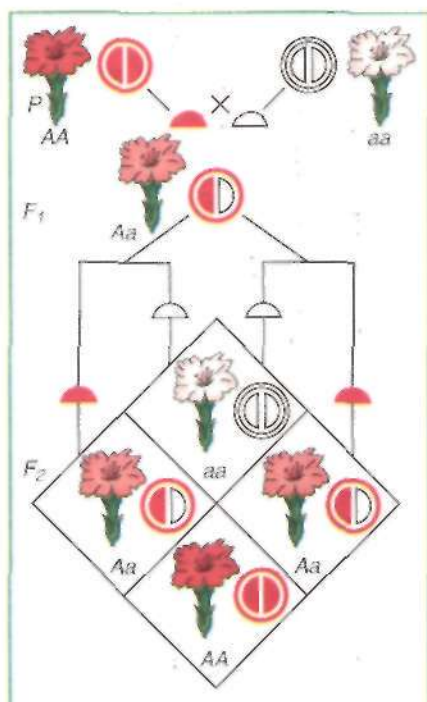


Рис. 104. Наследование окраски цветков у ночной красавицы (неполное доминирование)

тения с белыми цветками в  $F_2$  у всех растений цветки будут розовыми, т. е. наблюдается промежуточный характер наследования.

При неполном доминировании изменяется характер расщепления во втором поколении, так как фенотип гетерозигот отличается от фенотипа гомозигот. В этом случае расщепление по фенотипу (1:2:1) и по генотипу (1:2:1) совпадает: 1 часть имеет красную окраску цветков (AA), 2 части — розовую (Aa) и 1 часть — белую (aa).

Неполное доминирование широко распространено. Оно наблюдается в наследовании курчавости волос у человека, масти крупного рогатого скота, окраски оперения у кур, многих других морфологических и физиологических признаков у растений, животных и человека.

**Множественный аллелизм.** В самом простом случае ген представлен двумя аллелями (например, гены, определяющие желтую и зеленую окраску горошин, пурпурную и белую окраску венчика цветка и т. д.). Часто аллелей бывает больше: ген, определяющий у человека систему групп крови ABO, существует в трех формах; для гена, контролирующего синтез гемоглобина, их известно несколько десятков. Явление, когда гены существуют не в двух, а в трех и более состояниях, называется **множественным аллелизмом**. Однако в клетках каждого конкретного диплоидного организма присутствует только два аллеля каждого гена (подумайте почему).

**Кодоминирование.** В соматической клетке всегда имеются только два аллельных гена — один от отцовского, а другой от материнского организма. При множественном аллелизме сочетания этих генов у разных особей одной популяции будут различными — кому какие достанутся от родителей. Например, группа крови у человека определяется геном, который может быть представлен тремя аллелями —  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^0$ . При этом аллели, определяющие первую и вторую группы крови ( $I^A$ ,  $I^B$ ), доминантны по отношению к аллелю первой группы ( $I^0$ ). Таким образом, первая группа крови формируется в гомозиготе (генотип  $I^A I^A$ ), а вторая и третья в гомо- и гетерозиготе (генотипы  $I^A I^0$  и  $I^B I^0$ ;  $I^B I^B$  и  $I^B I^0$ ). В случае  $I^A I^B$  гены не подавляют действие друг друга, при этом у организма формируется новый вариант признака (в отличие от неполного доминирования признак имеет новое качество) — четвертая группа крови. Такой тип взаимодействия доминантных аллельных генов, когда они вместе определяют новое качество или вариант признака, называется **кодоминированием**.

- ? 1. В чем выражается взаимодействие аллельных генов? 2. Объясните, что такое доминирование, неполное доминирование и кодоминирование. 3. В чем выражается множественное действие генов? Приведите примеры. 4. Что такое множественный аллелизм? 5. Может ли у матери с группой крови А и отца с группой крови О родиться ребенок с группой крови В? Объясните ответ.

## § 48. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование

**Сущность хромосомной теории наследственности.** В 1902—1903 гг. американский цитолог У. Сеттон и немецкий цитолог и эмбриолог Т. Бовери независимо друг от друга высказали предположение, что гены расположены в хромосомах. Однако экспериментальное доказательство локализации конкретных генов в конкретных хромосомах было получено только в 1910 г. американским генетиком Т. Морганом, который в последующие годы (1911—1926) обосновал хромосомную теорию наследственности. Согласно этой теории передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности локализованы гены. Таким образом, именно хромосомы представляют собой материальную основу наследственности.

**Сцепленное наследование.** Независимое комбинирование признаков (третий закон Менделя) осуществляется при условии, что гены, определяющие эти признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом. Следовательно, у каждого организма число генов, способных независимо комбинироваться в мейозе, ограничено числом хромосом. Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе.

Совместное наследование генов Т. Морган предложил назвать **сцепленным наследованием**. Число групп сцепления соответствует гаплоидному набору хромосом, поскольку каждую группу сцепления составляют две гомологичные хромосомы, в которых локализованы гены, отвечающие за одни и те же признаки.

Наследование сцепленных генов отличается от наследования генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом. Так, если при независимом комбинировании дигибрид  $\left(\frac{A}{a} \frac{B}{b}\right)$  образует четыре типа гамет ( $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ ) в равных количествах, то такой же дигибрид  $\left(\frac{AB}{ab}\right)$  образует только два типа гамет:  $AB$  и  $ab$  тоже в равных количествах. Последние повторяют комбинацию генов в хромосоме родителя.

Было установлено, однако, что, кроме этих гамет ( $AB$  и  $ab$ ), возникают и другие —  $Ab$  и  $aB$  — с новыми ком-



**Морган** Томас Хант (1866—1945) — американский биолог, один из основоположников генетики. Первым начал исследования на плодовой мушке дрозофиле. Итогом этих опытов явилась хромосомная теория наследственности. Лауреат Нобелевской премии (1933 г.).



бинациями генов. Причиной возникновения новых гамет является обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер.

Кроссинговер происходит в профазе I мейоза во время конъюгации гомологичных хромосом (рис. 105). В это время части двух хромосом могут перекрещиваться и обмениваться своими участками (генами), в результате чего возникают хромосомы с новыми комбинациями генов. Особи, которые получаются из таких гамет с новым сочетанием аллелей, получили название *кроссоверных* или *рекомбинантных*.

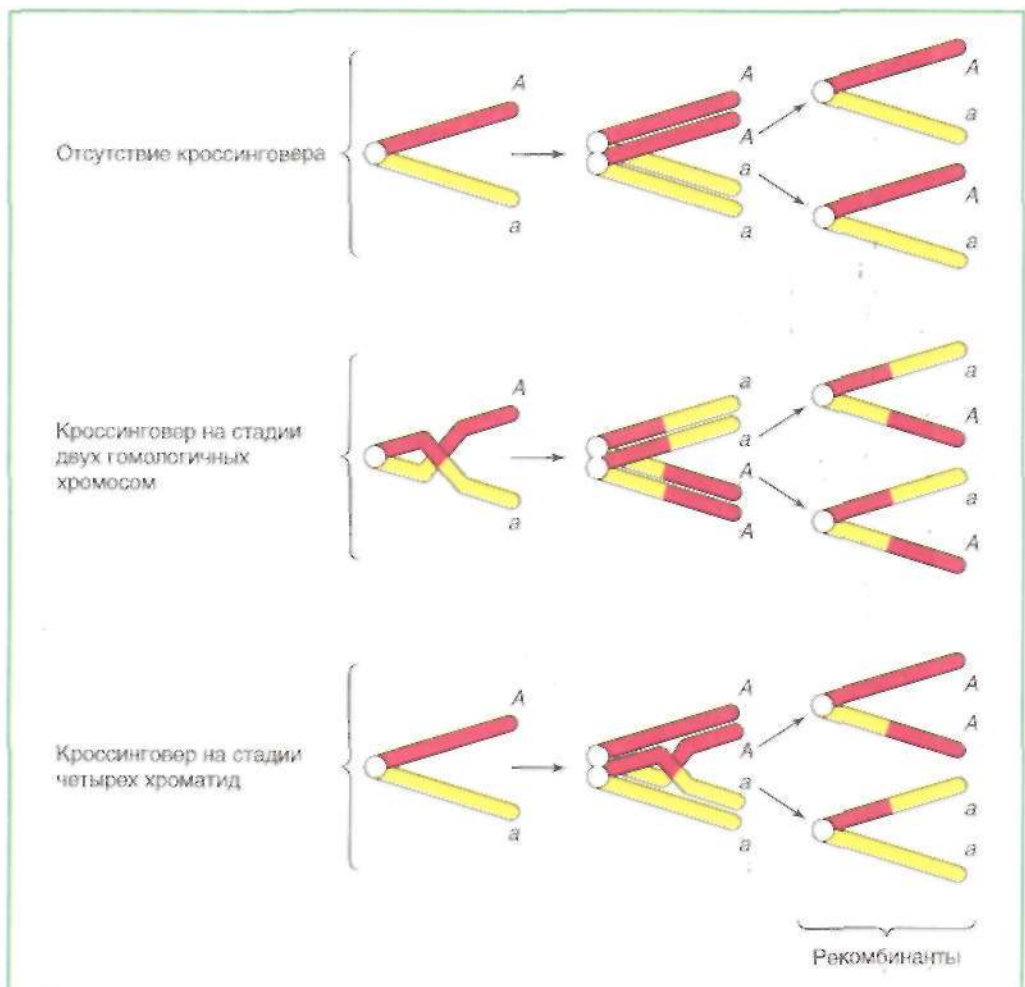


Рис. 105. Схема кроссинговера

Рассмотрим один из экспериментов Т. Моргана по изучению сцепленного наследования (рис. 106). При скрещивании мушек *дрозофил*, различающихся по двум парам альтернативных признаков (серое тело с нормальными крыльями и черное тело с зачаточными крыльями), были получены дигетерозиготные по этим генам особи. Все мухи в соответствии с законом единообразия гибридов первого поколения имели серое тело с нормальными крыльями.

Далее было проведено анализирующее скрещивание — дигетерозиготную самку скрестили с гомозиготным по обоим рецессивным генам самцом (черное тело и зачаточные крылья). Если бы две пары аллельных генов, определяющих указанные альтернативные признаки, располагались в разных хромосомах, то во втором поколении при анализирующем скрещивании можно было бы ожидать четыре разных фенотипа в равном соотношении: серое тело, нормальные крылья; серое тело, зачаточные крылья; черное тело, нормальные крылья; черное тело, зачаточные крылья.

На самом же деле в результате такого скрещивания наблюдается преимущественно два класса: серые мухи с нормальными крыльями и черные мухи с зачаточными крыльями (на их долю приходится 83 %); два других класса — серые мухи с зачаточными крыльями и черные мухи с нормальными крыльями — были в небольшом количестве (17 %).

Полученный результат свидетельствует о тесной связи между генами, определяющими окраску тела и длину крыльев, что возможно только при нахождении этих генов в одной хромосоме.

Причиной появления небольшого количества мух с новыми сочетаниями признаков является кроссинговер, который приводит к новому рекомбинантному сочетанию аллелей генов в гомологичных хромосомах. Эти обмены происходят с вероятностью 17 % и в итоге дают два класса рекомбинантов с равной вероятностью — по 8,5 %.

Частота (процент) перекреста между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, зависит от расстояния между ними. Кроссинговер между двумя генами происходит тем реже, чем ближе друг к другу они расположены.

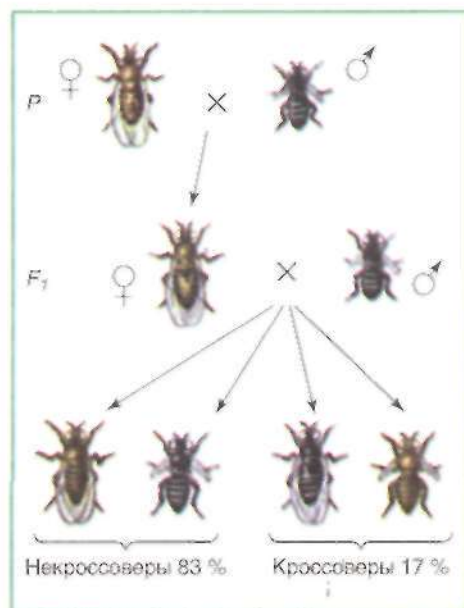


Рис. 106. Сцепленное наследование; наследование признаков при неполном сцеплении

Расстояние между генами характеризует силу сцепления и выражается в морганидах (в честь Т. Моргана) или в процентах рекомбинации (кроссинговера). Морганида — это генетическое расстояние, на котором кроссинговер происходит с вероятностью 1 %.

Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико. Генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов. Это повышает наследственную изменчивость, которая дает широкие возможности для адаптации организмов в различных условиях среды. Человек специально проводит гибридизацию с целью получения необходимых вариантов комбинаций для использования в селекционной работе.

**Генетические карты.** Сцепление генов, локализованных в одной хромосоме, не бывает абсолютным. Кроссинговер, происходящий в процессе мейоза между гомологичными хромосомами, приводит к рекомбинации (перераспределению) генов. Т. Морган и его сотрудники К. Бриджес, А. Стертевант и Г. Меллер экспериментально показали, что знание явлений сцепления и кроссинговера позволяет не только установить группу сцепления генов, но и построить генетические карты хромосом, на которых указаны порядок расположения генов в хромосоме и относительные расстояния между ними.

Генетической картой хромосом называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Генетические карты составляются для каждой пары гомологичных хромосом.

Возможность такого картирования основана на постоянстве процента кроссинговера между определенными генами. Если известно взаимное расположение генов в хромосоме (их порядок и расстояние между ними), то его можно изобразить в виде схемы (рис. 107). Параллельные линии схематически изображают участок хромосомы; числа указывают относительное расстояние между генами и верхним концом хромосомы, рядом с ними приведены обозначения мутантных аллелей: слева от хромосомы нарисован нормальный орган или нормальная особь, а справа — мутантная.

Генетические карты хромосом составлены для многих организмов: насекомых (*дрозофила*, *комар*, *таракан*), грибов (*дрожжи*, *аспергилл*), многих протистов, бактерий и вирусов.

Наличие генетической карты свидетельствует о высокой степени изученности того или иного вида организма и представляет большой научный интерес. Такой организм является прекрасным объектом для проведения дальнейших экспериментальных работ, имеющих не только научное, но и практическое значение. В частности, знание генетических карт позволяет планировать работы по получению организмов с определенными сочетаниями признаков, что теперь широко используется в селекционной практике.

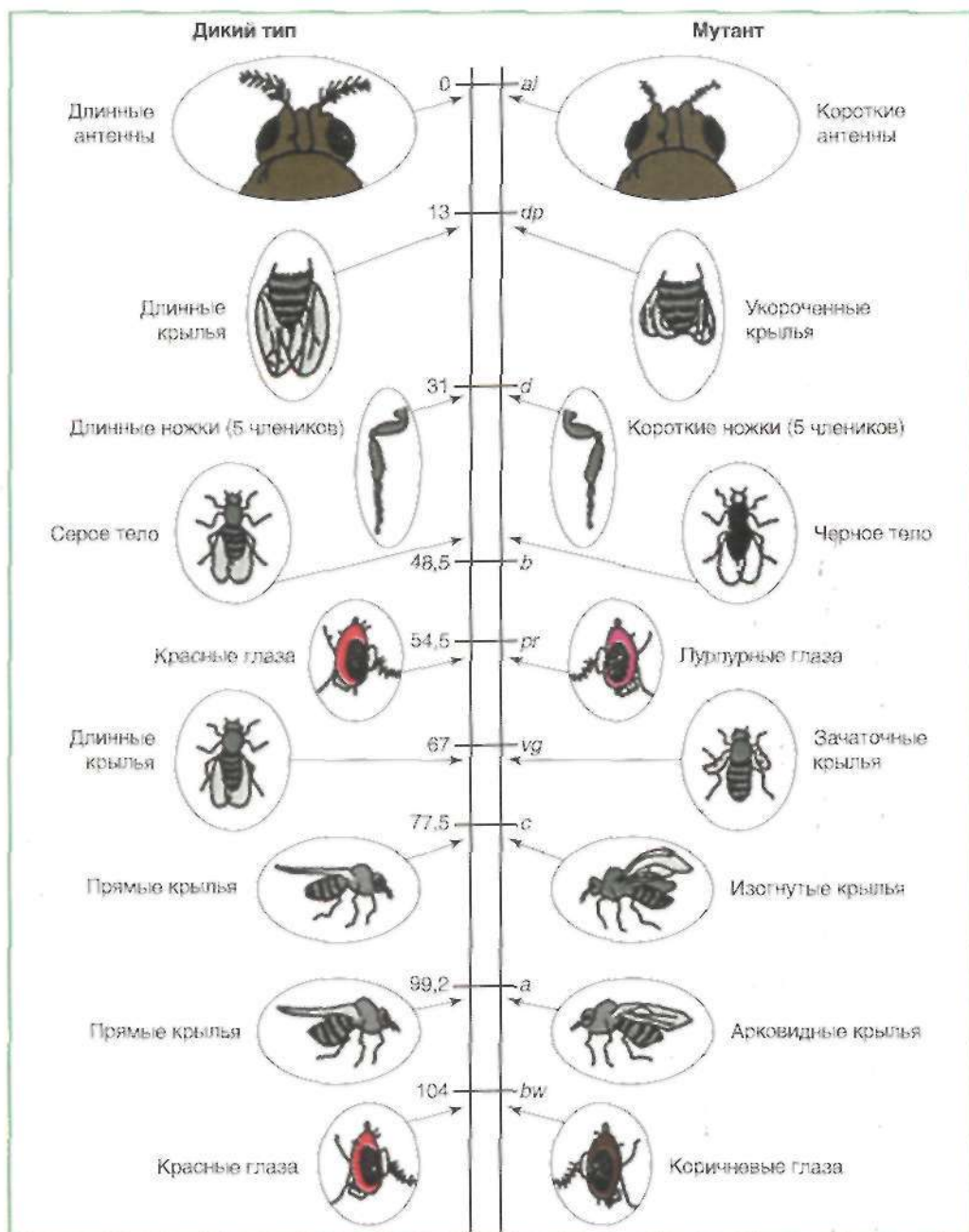


Рис. 107. Участок генетической карты второй хромосомы дрозофилы с указанием ряда тенев

Генетические карты человека также могут оказаться полезными в развитии здравоохранения и медицины. Знания о локализации гена в определенной хромосоме используются при диагностике ряда тяжелых наследственных заболеваний человека.

**Основные положения хромосомной теории наследственности.** Анализ явлений сцепленного наследования и кроссинговера, позволяет сформулировать основные положения хромосомной теории наследственности.

1. Гены локализованы в хромосомах.
2. Гены расположены в хромосоме линейно.
3. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются вместе и образуют группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом.
4. Сцепление между генами, локализованными в одной хромосоме, неполное, между ними может происходить кроссинговер. Частота кроссинговера служит мерой расстояния между генами, расположенными в одной хромосоме.

? 1. Что такое группа сцепления? Чему равно количество групп сцепления в клетках разных организмов? 2. Какие факты, полученные при изучении сцепления и кроссинговера между генами, подтверждают хромосомную теорию наследственности? 3. Что такое генетические карты хромосом? Каковы перспективы их использования? 4. Каковы основные положения хромосомной теории наследственности?

## § 49. Генетика пола

**Половые различия организмов.** Пол — это совокупность генеративных и морфофизиологических особенностей организма, обеспечивающих воспроизведение себе подобных и передачу наследственной информации следующему поколению.

**Половой диморфизм** — это различия морфологических, физиологических и биохимических признаков особей разных полов, т. е. признаков, по которым женская особь отличается от мужской. Особенности морфологического строения и физиологических свойств мужского и женского организмов обеспечивают не только образование половых клеток — гамет, но и их встречу и слияние, а также быстрое развитие зиготы.

Все половые признаки условно делят на первичные и вторичные.

**Первичные половые признаки** обеспечивают образование гамет и оплодотворение. К ним относится наличие половых желез определенного типа (продуцирующие яйцеклетки, яичники у самок и образующие сперматозоиды, семенники у самцов) и органов, непосредственно связанных с процессом размножения (половые пути, по которым происходит выведение гамет, копулятивные органы и т. д.).

**Вторичные половые признаки** — это совокупность морфологических и физиологических признаков и свойств, определяющих фенотипические различия



В обоих описанных случаях хромосомного определения пола женские особи образуют гаметы только одного типа. Это так называемый *гомогаметный* пол. Мужские особи дают два типа гамет, следовательно, мужской пол — *гетерогаметный*.

Определение пола по первому типу (*X0*-тип) встречается у многих видов пауков, клопов, кузнечиков; по второму типу (*XY*-тип) — у большинства организмов (рис. 108). В обоих случаях женские особи потенциально способны дать женское потомство, так как передают лишь *X*-хромосому. Пол потомства определяется типом гамет, передающихся мужской родительской особью: если гамета матери встречается с *X*-гаметой отца, рождается женская особь, если с *Y*-гаметой — мужская. Причем оба типа гамет у мужской особи образуются с одинаковой вероятностью, что и дает расщепление в потомстве по полу 1 : 1.

У человека пол определяется по второму типу. В диплоидном наборе человека 46 хромосом (23 пары): 22 пары аутомосом и 1 пара половых хромосом. У женского организма имеются две *X*-хромосомы, а у мужского — *X* и *Y*. Набор хромосом женщины может быть представлен в виде следующей записи:  $44A + XX$ , а мужчины —  $44A + XY$ . Женские организмы образуют один тип гамет:  $22A + X$ , а мужские — два типа:  $22A + X$  и  $22A + Y$ .

У других организмов определение пола осуществляется иначе. Например, у птиц, пресмыкающихся, некоторых рыб и земноводных самцы являются гомогаметным полом, а самки — гетерогаметным (типа *XY* или *X0*). Половые хромосомы у этих видов иногда обозначают буквами *Z* и *W*, чтобы выделить таким образом данный способ определения пола; при этом самцы обозначаются символом *ZZ*, а самки — символами *ZW* или *Z0* (см. рис. 108).

**Другие варианты определения пола.** Оригинальный способ определения пола имеется у некоторых перепончатокрылых (пчел, муравьев и др.). У этих насекомых нет половых хромосом. Самки развиваются из оплодотворенных яиц с диплоидным набором хромосом (у пчел  $2n = 32$ ), а трутни — из неоплодотворенных с гаплоидным набором хромосом (у пчел  $n = 16$ ) (см. рис. 108).

У некоторых животных определение пола зависит от внешних условий. Так, у морского червя *Bonellia* самцы и самки имеют одинаковый генотип. Особи, которые в личиночной стадии остаются свободноплавающими, становятся самками, а личинки, проникающие в хоботок взрослой самки, развиваются в микроскопических самцов. Самцы мигрируют в половые пути самки, где они живут в качестве паразитов, выполняя главную функцию — оплодотворение яйцеклеток.

У ряда видов ящериц, черепах и крокодилов выявлена зависимость пола зародыша от температуры, при которой происходит развитие яиц. Так, у ящериц при повышении температуры резко снижается процент самок в потомстве; у многих черепах, наоборот, с повышением температуры процент самок в потомстве резко возрастает.

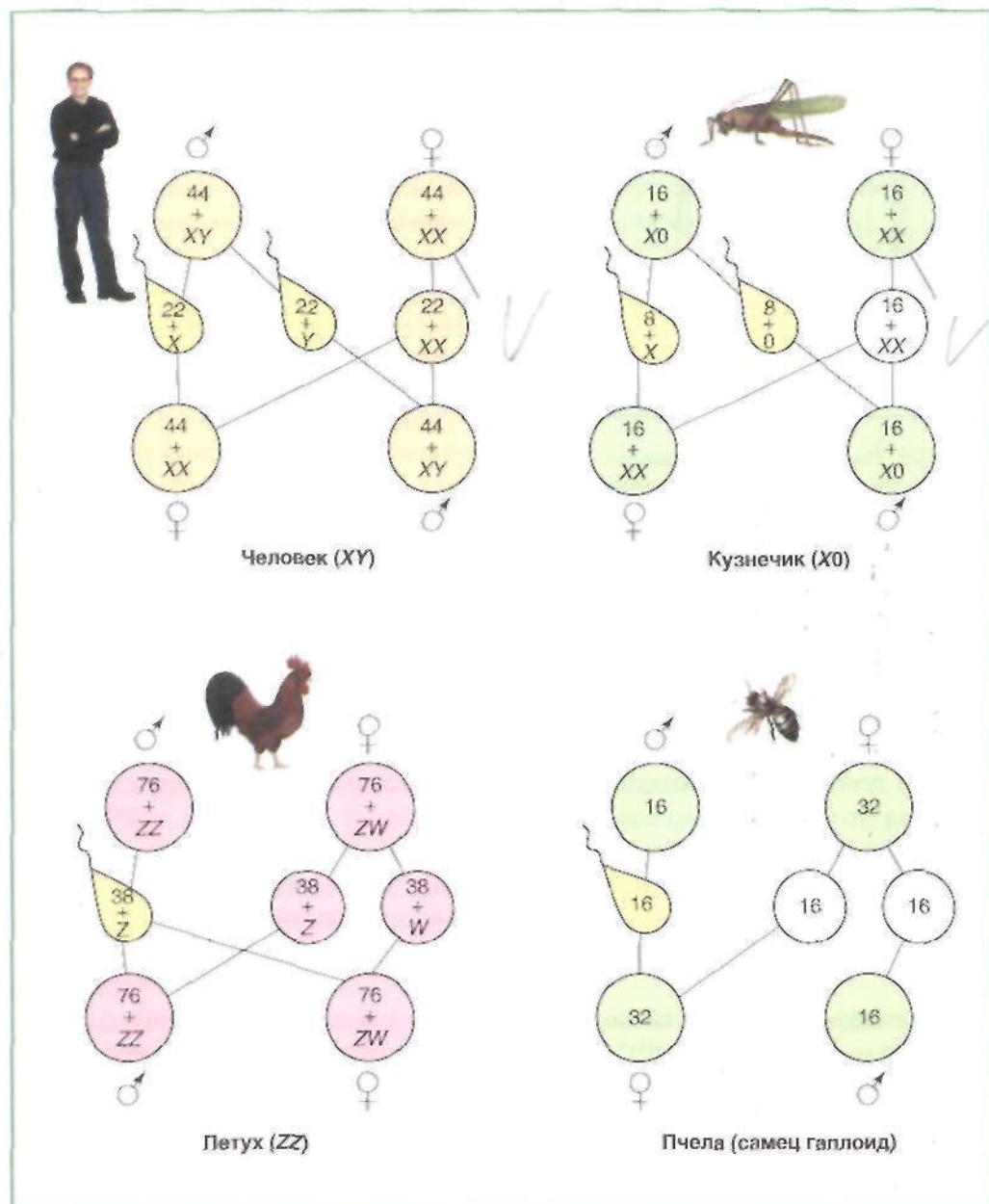


Рис. 108. Основные типы определения пола



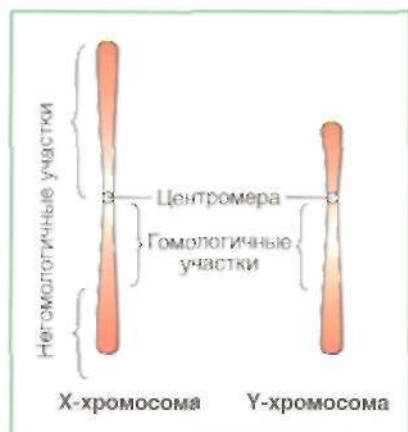


Рис. 109. Гомологичные и негомологичные участки хромосом человека

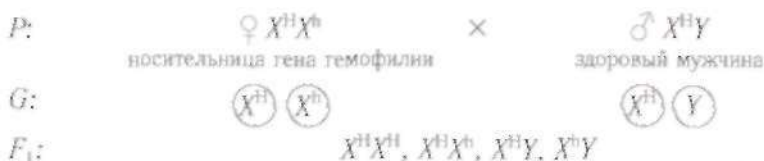
**Наследование признаков, сцепленных с полом.** В половых хромосомах помимо генов, определяющих пол организма, содержатся и другие гены, не имеющие отношения к полу.

Признаки, контролируемые генами, локализованными в половых хромосомах, называются **признаками, сцепленными с полом**. Например, в негомологичном участке (отсутствует у Y-хромосомы, рис. 109) X-хромосомы человека содержатся гены, определяющие нормальную свертываемость крови (доминантный признак,  $H$ ) и несвертываемость крови — гемофилию (рецессивный признак,  $h$ ), нормальное цветоощущение (доминантный признак,  $C$ ) и цветовую слепоту — дальтонизм (рецессивный признак,  $c$ ). Поскольку у гетерогаметного

пола ( $XY$ ) X-хромосома представлена в единственном числе, то признаки, определяемые генами негомологичного участка X-хромосомы, будут проявляться даже в том случае, если они рецессивны.

Примером такого наследования является гемофилия. Поскольку это заболевание обусловлено рецессивным геном, женщины, гетерозиготные по данному гену, обладают нормальной свертываемостью крови.

Рассмотрим, какое потомство может появиться у женщины — носительницы гена гемофилии, вступающей в брак с нормальным по этому признаку мужчиной:



Как видно из схемы, потомки данного брака проявляют расщепление признака: половина дочерей ( $X^{H}X^{h}$ ) являются носительницами гена гемофилии; половина сыновей ( $X^{h}Y$ ) будут больны, а сыновья ( $X^{H}Y$ ) — окажутся здоровыми.

Подобная закономерность характерна и для других рецессивных, сцепленных с полом признаков (атрофия зрительного нерва, дальтонизм).

**Генотип как целостная система.** Ознакомившись с примерами взаимодействия генов, вы узнали, что существует огромное количество признаков живых организмов, которые определяются двумя и более парами генов и, наоборот, один ген часто влияет на многие признаки. Кроме того, действие

гена может быть изменено соседством других генов или условиями внешней среды.

Таким образом, при развитии организма проявляется действие скорее не отдельных генов, а всего генотипа как целостной системы. Эта система динамична, она меняется и совершенствуется во времени, в результате мутации появляются новые аллели или гены. Вновь возникшие гены могут сразу же вступать во взаимодействие с уже имеющимися генами или менять характер последних.

- ? 1. Почему рождается примерно одинаковое количество особей мужского и женского пола? 2. Как определяется пол у человека? 3. Объясните цитологический механизм расщепления по полу. 4. Какие признаки называются сцепленными с полом? 5. Каковы особенности наследования признаков, сцепленных с полом? 6. Дочь дальтоника вышла замуж за мужчину с нормальным зрением, отец которого был дальтоником. Каковы генотипы мужа и жены? Какой фенотип будет у их детей?

## § 50. Изменчивость организмов, ее типы. Модификационная изменчивость

**Взаимодействие генотипа и условий среды.** Изучая закономерности наследования признаков, мы убедились, что фенотип определяется генотипом. В ряде случаев признак действительно формируется только под влиянием генотипа и не зависит от условий среды, в которых развивается организм. Например, у человека, имеющего в генотипе гены  $A^A$  и  $B^B$ , независимо от условий жизни формируется IV группа крови. В то же время масса тела, цвет кожи, количество эритроцитов в крови зависят еще и от условий окружающей среды.

В 1895 г. французский ботаник Г. Бонье провел следующий опыт: разделил молодое растение *одуванчика* на две части и стал выращивать их в разных условиях — на равнине и высоко в горах. Первое растение достигло нормальной высоты, а второе оказалось карликовым (рис. 110, с. 188). Этот опыт показывает, что на формирование признаков (фенотип) оказывает влияние не только генотип, но и условия среды.

Из данного опыта вытекает и другой вывод: каждый организм, развиваясь в определенных условиях освещенности, влажности, температуры и т. д., испытывает на себе действие факторов среды и способен изменяться под их влиянием.

Таким образом, генотип последовательно реализуется в фенотип в ходе индивидуального развития организма и в определенных условиях окружающей среды. Именно этим объясняется то, что организмы, имеющие одинаковые генотипы, могут заметно отличаться друг от друга по фенотипу.

Различают два типа изменчивости: *ненаследственную (модификационную, фенотипическую)* и *наследственную (генотипическую)*.



Рис. 110. Изменение внешнего вида одуванчика под влиянием условий внешней среды

**Модификационная (фенотипическая) изменчивость** — это изменение фенотипа под действием факторов внешней среды без изменения структуры генотипа. Фенотипические различия у генетически тождественных особей, возникающие под воздействием факторов внешней среды, называются **модификациями**.

Различные признаки организма в разной степени изменяются под влиянием внешних условий. Одни из них очень пластичны и изменчивы, другие менее изменчивы, третьи могут быть изменены условиями среды в очень малой степени. Некоторые признаки практически не изменяются. Например, если мы внимательно рассмотрим форму цветков и корзинок одуванчиков, а также форму листьев и измерим их величину, то обнаружим, что величина и форма цветков изменяются мало, в большей степени варьирует величина корзинок. В то же время длина листьев и их форма существенно различаются даже в пределах одного растения. Замечено, чем при более низкой температуре шло формирование листьев, тем они мельче и тем большие вырезы имеет листовая пластинка. Напротив, при более высокой температуре (15—20 °С) формируются более крупные листья с небольшими вырезами листовой пластинки.

Однако при какой бы температуре ни шло формирование листьев, мы не найдем среди взрослых листьев ни слишком маленьких (несколько миллиметров), ни слишком больших (более 40 см). Значит, под влиянием среды признаки могут изменяться только в определенных границах. Пределы модификационной изменчивости признака называют его **нормой реакции**. Одни признаки, например

длина листьев, высота растений, масса тела, удоинность крупного рогатого скота, яйценоскость кур, обладают широкой нормой реакции. Другие, например величина цветков и их форма, окраска семян, цветков и плодов, масть животных, жирность молока, — более узкой нормой реакции.

Еще одним примером, иллюстрирующим влияние внешней среды на проявление качественных признаков, служит изменение окраски шерсти у гималайских кроликов. Обычно при 20 °С шерсть у них на всем теле белая, за исключением черных ушей, лап, хвоста и мордочки. При 30 °С кролики вырастают полностью белыми. Если же у гималайского кролика сбрить шерсть на боку или спине и содержать его при температуре воздуха ниже +2 °С, то вместо белой шерсти вырастет черная. Но если сбрить шерсть на ухе, то в обычных условиях там снова вырастет черная шерсть. Следовательно, для каждой области тела у кролика есть свой температурный порог (рис. 111). Эти наблюдения объясняют, почему гималайские кролики рождаются белыми, без участков черной шерсти: их эмбриональное развитие происходит в условиях высокой температуры.

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

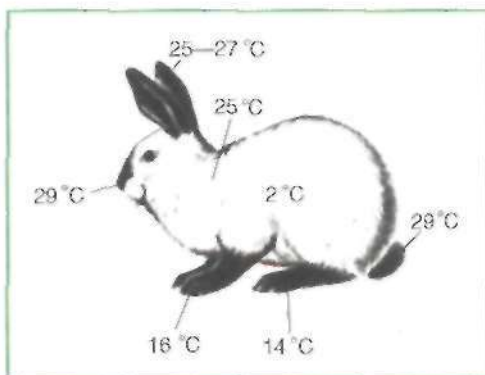


Рис. 111. Карта температурных порогов пигментации шерсти у гималайского кролика

Модификационная изменчивость характеризуется рядом особенностей, важнейшими из которых являются следующие.

1. Нередко модификации носят *обратимый* характер в пределах одного поколения, т. е. со сменой внешних условий у взрослых особей меняется степень выраженности тех или иных признаков. Например, у коров могут изменяться удои, у кур — яйценоскость.

2. В большинстве случаев модификации носят *адекватный* характер, т. е. степень выраженности признака находится в прямой зависимости от вида и продолжительности действия того или иного фактора. Так, улучшение содержания скота способствует увеличению живой массы животных, плодовитости, удоев. Поэтому модификационную изменчивость еще называют *определенной*.

3. Модификации носят *приспособительный, адаптивный* характер. Это означает, что в ответ на изменившиеся условия среды у особи проявляются такие фенотипические изменения, которые способствуют ее выживанию. Например, у человека, оказавшегося высоко в горах, увеличивается содержание эритроцитов в крови, чтобы обеспечить клетки тела кислородом.

4. Одним из основных свойств модификаций является их *массовость*. Это обусловлено тем, что один и тот же фактор вызывает примерно одинаковые изменения у особей, сходных генетически. Поэтому модификационную изменчивость называют *групповой*. Например, при перемещении овец в более холодные условия шерсть у них становится более густой.

5. Так как при модификационной изменчивости генотип не затрагивается, то модификация *не наследуется*. Наследуется норма реакции, которая обусловлена генотипом.

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

**Статистический анализ модификационной изменчивости.** Признаки организмов подразделяются на *качественные* (цвет глаз и волос у человека, масть животных, окраска семян и др.) и *количественные* (рост и масса тела, число колосков в колосе и др.). Для характеристики степени изменчивости количественных признаков применяют статистические методы — построение вариационного ряда и вариационной кривой. Например, количество колосков в колосьях *пшеницы* одного сорта варьирует в довольно широких пределах. Если расположить колосья по возрастанию количества колосков, то получится **вариационный ряд** изменчивости данного признака, состоящий из отдельных вариантов. Частота встречаемости отдельной варианты в вариационном ряду неодинакова: наиболее часто встречаются колосья со средним числом колосков и реже — с большим и меньшим.

Число колосков в колосе ( $v$ ): 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20.

Количество колосьев ( $p$ ): 2, 7, 22, 32, 24, 8, 5.

Распределение вариантов в этом ряду можно выразить наглядно на графике (рис. 112). Для этого на оси абсцисс откладывают значения вариантов  $v$  в порядке их увеличения, на оси ординат — частоту встречаемости  $p$  каждой варианты.

Графическое выражение изменчивости признака, отражающее как размах вариаций, так и частоты встречаемости отдельных вариантов, называют **вариационной кривой**.

Чтобы дать объективную характеристику изменчивости признака, нужно изучить большое количество особей, так как статистические закономерности — это закономерности больших чисел.

Знание закономерностей модификационной изменчивости имеет большое практическое значение, так как позволяет предвидеть и заранее планировать многие

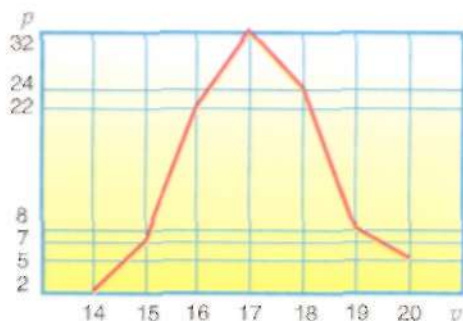


Рис. 112. Вариационная кривая числа колосков в колосе пшеницы

показатели. В частности, создание оптимальных условий для реализации генотипа *даёт возможность добиться высокой продуктивности животных и растений.*

- ? 1. Какова роль генотипа и условий среды в формировании фенотипа? Приведите примеры. 2. Что такое модификационная изменчивость? Приведите примеры. 3. Что такое норма реакции? Докажите на конкретных примерах справедливость утверждения, что наследуется не сам признак, а норма реакции организма на внешние условия. 4. Почему ненаследственную изменчивость называют групповой, определенной? 5. Каковы статистические закономерности модификационной изменчивости? 6. Насколько важно на практике знать норму реакции признака у растений, животных и человека?

## § 51. Генотипическая изменчивость

Генотипическую изменчивость подразделяют на комбинативную и мутационную.

**Комбинативная изменчивость.** Известно, что дети обычно похожи на своих родителей, однако они никогда не являются их точной копией. Кроме того, дети одних и тех же родителей могут заметно отличаться друг от друга. В чем причина таких отличий? Она может заключаться либо в различии условий, в которых происходило развитие организмов, либо в различии генотипов этих организмов. Влияние среды на живые организмы мы рассмотрели в предыдущем параграфе. Сейчас постараемся разобраться, с чем могут быть связаны различия генотипов у родственных организмов.

Первая причина таких отличий — возникновение у новых организмов новых сочетаний родительских генов. Такая изменчивость называется *комбинативной.*

В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Источниками комбинативной изменчивости служат три процесса.

1. Обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер.

2. Независимое расхождение гомологичных хромосом в анафазе I мейоза. Именно независимое комбинирование хромосом при мейозе является основой третьего закона Менделя. Появление зеленых гладких и желтых морщинистых семян в  $F_2$  от скрещивания растений с желтыми гладкими и зелеными морщинистыми семенами — пример комбинативной изменчивости.

3. Случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Эти три источника комбинативной изменчивости действуют независимо и одновременно, обеспечивая постоянную «перестановку» генов. В результате у гибридов в фенотипе появляются новые комбинации признаков. Структура генов при этом не изменяется.

Комбинативная изменчивость является важнейшим источником разнообразия живых организмов. Однако перечисленные выше источники изменчивости не порождают крупных изменений в генотипе, которые необходимы, согласно эволюционной теории, для возникновения новых видов. Такие изменения появляются в результате мутаций, являющихся второй причиной наследственной изменчивости организмов.

**Мутационная изменчивость.** Мутации — это наследуемые изменения генетического материала организмов. Изменчивость, вызванная возникновением мутаций, называется *мутационной*.

Впервые термин «*мутация*» был предложен голландским ученым Г. де Фризом в классическом труде «Мутационная теория» (1901—1903 гг.), основные положения которого до сих пор не утратили своего значения.

1. Мутации возникают внезапно как дискретные изменения признаков.
2. Мутации наследуются.
3. Мутации могут быть как полезными, так и вредными, как доминантными, так и рецессивными.
4. Сходные мутации могут возникать неоднократно.
5. Мутации ненаправлены (спонтанны), т. е. нельзя с достоверностью предсказать, какой именно ген будет мутировать под действием мутагенного фактора.

Практически любое изменение в структуре или количестве хромосом, при котором клетка сохраняет способность к самовоспроизведению, обуславливает наследственные изменения признаков организма. Живые существа, изменившие свой фенотип в результате мутации, называются *мутантами*.

По изменению генетического материала мутации подразделяют на генные, хромосомные и геномные.

**Генные мутации** — результат изменения нуклеотидной последовательности в молекуле ДНК в пределах одного гена вследствие вставки, выпадения или замены нуклеотидов. Такое изменение в гене воспроизводится при транскрипции в структуре иРНК и приводит к изменению последовательности аминокислот в полипептидной цепи, образующейся при трансляции на рибосомах. В результате синтезируется другой белок, что ведет к изменению признаков организма. Это наиболее распространенный вид мутаций и важнейший источник наследственной изменчивости организмов.

Примером генной мутации служит **серповидноклеточная анемия** — заболевание человека, вызываемое заменой нуклеотида в одном из генов, ответственных за синтез гемоглобина. Это ведет к изменению молекулярной структуры белка гемоглобина. При этом эритроциты теряют способность к транспорту кислорода и вместо округлой формы приобретают серповидную. Развивается острая анемия. Она вызывает физическую слабость, а иногда приводит к нарушению де-

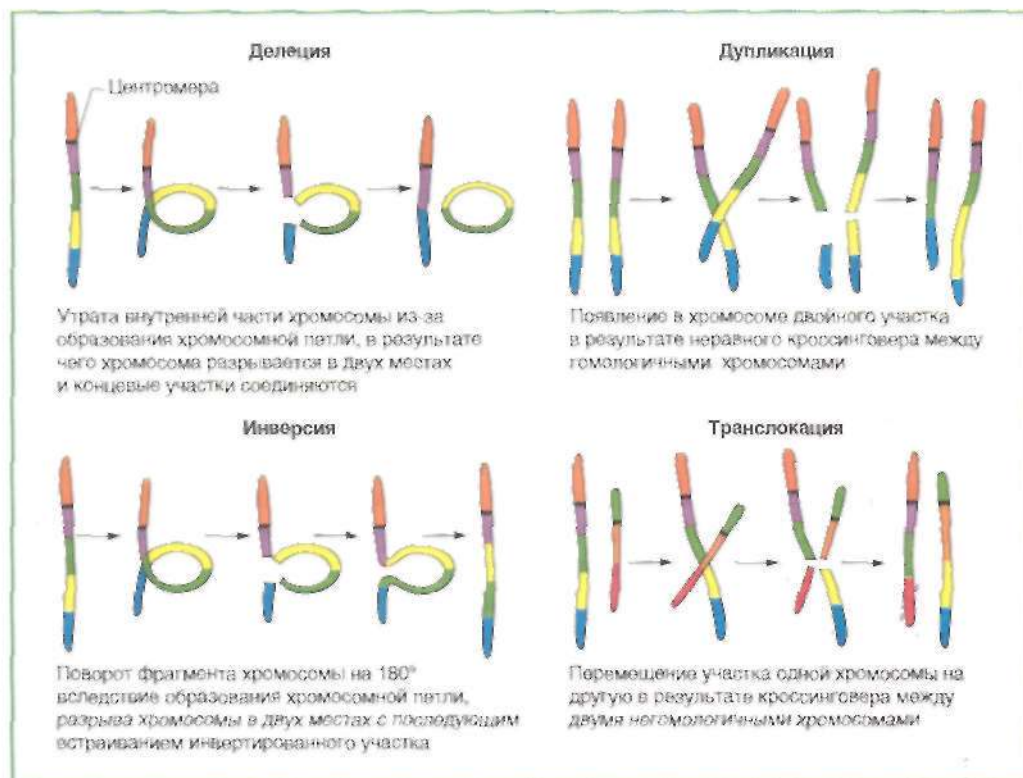


Рис. 113. Хромосомные мутации, изменяющие расположение генов в хромосомах

тельности сердца и почек. Гомозиготы по гену серповидноклеточности гибнут при рождении.

**Хромосомные мутации** (рис. 113) — это изменения в структуре хромосом. Хромосомные мутации подразделяют на внутрихромосомные и межхромосомные.

К *внутрихромосомным* мутациям относят: выпадение участка хромосомы (делеция), дву- и многократные повторения фрагмента хромосомы (дупликация), поворот участка хромосомы на 180°, в результате чего гены в этом участке располагаются в обратной последовательности (инверсия).

К *межхромосомным* мутациям относят обмен участками между двумя негомологичными хромосомами (транслокации).

**Геномные мутации** — это изменение числа хромосом в клетках организма. В основе таких нарушений лежит нерасхождение хромосом к полюсам клеток при мейозе или митозе. Это может быть вызвано действием различных физических и химических факторов на нити веретена деления, что приводит их к разрушению.



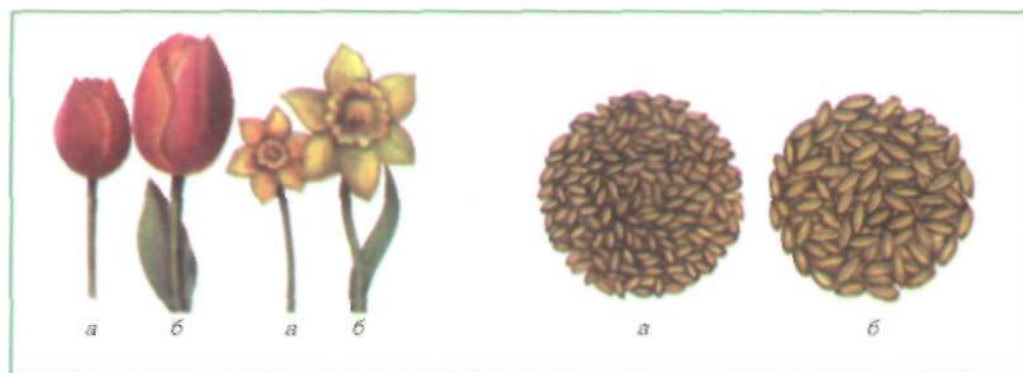


Рис. 114. Полиплоидные формы цветков тюльпана, нарцисса и зерновок ржи (а — диплоидные, б — тетраплоидные)

Среди геномных мутаций выделяют полиплоидию и гетероплоидию.

Полиплоидия — это увеличение числа хромосом в клетках, кратное гаплоидному. При полиплоидии возникают триплоидные ( $3n$ ), тетраплоидные ( $4n$ ), гексаплоидные ( $6n$ ), октаплоидные ( $8n$ ) клетки и т. д. Полиплоидия распространена главным образом у растений.

Полиплоидные формы имеют крупные листья, цветки, плоды и семена (рис. 114). Многие культурные растения являются полиплоидными (различные сорта пшеницы, ржи, сахарной свеклы, гречихи, декоративных растений и др.).

**Гетероплоидия (анеуплодия)** — это изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному. Гетероплоидия наблюдается, если во время митоза или мейоза отдельные гомологичные хромосомы не расходятся или теряются.

В результате при гаметогенезе могут возникать половые клетки с лишними хромосомами. При слиянии с нормальными гаметами они образуют зиготу  $2n + 1$  (трисомик по определенной хромосоме). Так, люди, страдающие синдромом Дауна, являются трисомиками по 21-й хромосоме, поскольку они имеют в клетках одну лишнюю хромосому из 21-й пары. Если в гамете оказалось меньше на одну хромосому, то последующее оплодотворение приводит к образованию зиготы  $2n - 1$  (моносомик). Кроме того, встречаются формы, содержащие более одной добавочной хромосомы. Такие формы называют полисомиками.

В зависимости от того, в каких клетках произошли мутации, их подразделяют на соматические и генеративные. *Соматические* мутации происходят в соматических клетках и проявляются у самой особи. Они передаются по наследству при вегетативном размножении и не наследуются при половом. *Генеративные* мутации происходят в половых клетках и передаются при половом размножении.

По влиянию на жизнеспособность и плодовитость особей мутации делят на:

- *летальные* (обуславливают гибель мутантов);
- *полуметальные* (снижают жизнеспособность мутантов, которые обычно не доживают до репродуктивного возраста);
- *нейтральные* (не влияют на жизнеспособность и плодовитость организма);
- *полезные* (повышают жизнеспособность и плодовитость особей).

По происхождению различают *спонтанные* и *индуцированные* мутации.

**Мутагенные факторы среды.** Резкое увеличение частоты мутаций (в сотни раз) происходит под воздействием всех видов ионизирующих излучений (гамма- и рентгеновские лучи, протоны, нейтроны), ультрафиолетового излучения и др. К химическим мутагенам относятся такие вещества, как формалин, колхицин, кофеин, некоторые компоненты табачного дыма, лекарственных препаратов, пищевых консервантов и пестицидов. Биологическими мутагенами являются вирусы и токсины ряда плесневых грибов.

**Закон гомологических рядов наследственной изменчивости.** Выдающийся русский ученый Н. И. Вавилов изучал разнообразие и происхождение культурных растений. Он установил важную закономерность, известную под названием закона гомологических рядов наследственной изменчивости. Сущность этого закона заключается в том, что виды и роды, близкие генетически, связанные единством происхождения, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости. Зная, какие формы изменчивости встречаются у одного вида, можно предвидеть нахождение аналогичных форм у других видов.

Фактами, подтверждающими этот закон, являются случаи альбинизма у позвоночных, гемофилия у человека и других млекопитающих, отсутствие остей в соцветиях ряда растений, черная окраска и голозерность злаковых культур и т. д.

Появление сходных мутаций объясняется некоторой общностью генотипов. В процессе возникновения новых видов различия между ними устанавливаются толь-



**Вавилов Николай Иванович (1887—1943)** — русский ботаник, генетик, растениевод, географ. Сформулировал закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Создал учение о центрах происхождения культурных растений. Провел серию экспедиций по 40 странам, собрав уникальную коллекцию сортов культурных растений, которая по сей день является основой для селекционных работ.

ко по части генов, обуславливающих их успешное существование в конкретных условиях. В то же время многие гены у видов данного рода или даже семейства остаются неизменными и при мутациях дают сходные признаки. Чем ближе таксономически рассматриваемые организмы, тем больше сходства наблюдается в ряду изменчивости.

Закон Н. И. Вавилова имеет большое практическое значение, поскольку прогнозирует наличие определенных форм изменчивости у растений и животных. Зная характер изменчивости одного или нескольких близких видов, можно целенаправленно искать формы, еще не известные у данного организма, но уже открытые у его таксономических родственников.

**Значение генотипической изменчивости.** Мутации как источники генотипической изменчивости являются важнейшим фактором эволюции, обеспечивающей приспособляемость популяций и отдельных видов к изменяющимся условиям среды.

Генотипическая изменчивость лежит в основе практической селекции при создании новых пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов. Так, в настоящее время все мировое производство антибиотиков основано на использовании организмов-мутантов, полученных под действием радиации или химических мутагенов. В результате воздействия на микроорганизмы (бактерии, грибы), вырабатывающие антибиотики, мутагенов с последующим отбором наиболее удачных форм, продуктивность некоторых микроорганизмов удалось увеличить в 1000 раз.

Кроме того, использование мутагенов позволило ускорить возникновение разнообразных мутантов в сотни раз. Например, использование ионизирующих излучений в селекции растений позволило получить новые сорта пшеницы, ржи, ячменя, гороха и др. Химические мутагены дали возможность получить полиплоидные растения, которые легче приспособляются к неблагоприятным условиям жизни, легче переносят низкие температуры, засуху и более продуктивны.

- ? 1. Что такое комбинативная изменчивость? Какие биологические явления лежат в ее основе? 2. Что такое мутация? Каковы ее свойства? 3. Какие принципы положены в основу классификации мутаций? 4. В чем принципиальное различие между комбинативной и мутационной изменчивостью? 5. Какое значение имеет рецессивный характер большинства генных мутаций? 6. В чем суть и практическое значение закона гомологических рядов наследственной изменчивости?

## § 52. Особенности наследственности и изменчивости человека

Основные закономерности наследственности и изменчивости, установленные для организмов, универсальны, следовательно — справедливы и для человека. Их изучением занимается **генетика человека**.

Как объект генетических исследований, человек имеет свои особенности. Для людей невозможно экспериментально получать мутации, не применим гибридологический метод. Кроме того, генетический анализ усложняется рядом факторов: большим числом хромосом, малым количеством потомков в семье (в последнее время в большинстве семей рождается 1—2 ребенка), длительностью смены поколений (одно поколение — в среднем 30 лет), большим генотипическим и фенотипическим полиморфизмом (разнообразием), а также зависимостью проявления многих признаков и болезней от условий внешней среды. Вместе с тем, благодаря точной выборке из большого числа брачных пар, возможности учета в большой популяции семей с интересующими признаками, разработке новейших методов работы с ДНК и многому другому генетика человека в последние годы достигла значительных успехов.

В современной генетике человека используются как классические, так и новейшие методы: генеалогический, близнецовый, цитогенетический, популяционно-статистический, дерматоглифический, биохимический и молекулярно-генетический.

*Генеалогический метод* опирается на генеалогию — учение о родословных. С помощью этого метода можно выяснить наследственный характер признака и определить тип наследования (доминантный, рецессивный, сцепленный с полом или аутосомный), а также тип взаимодействия генов.

Генеалогический метод используется для диагностики наследственных заболеваний и медико-генетического консультирования.

С помощью генеалогического метода доказано наследование многих признаков и заболеваний. Гемофилия является классическим примером рецессивного, сцепленного с полом заболевания, наследование которого четко прослеживается по родословным семей, царствовавших в Европе (рис. 115, с. 198). Аналогичный X-сцепленный тип наследования имеют миопатия Дюшенна и некоторые формы дальтонизма. К заболеваниям с аутосомно-доминантным типом наследования относятся полидактилия (шестипалость), брахидактилия (короткопалость), ахондроплазия (карликовость) и др. Аутосомно-рецессивный тип наследования имеют многие болезни обмена веществ (фенилкетонурия, альбинизм и др.).

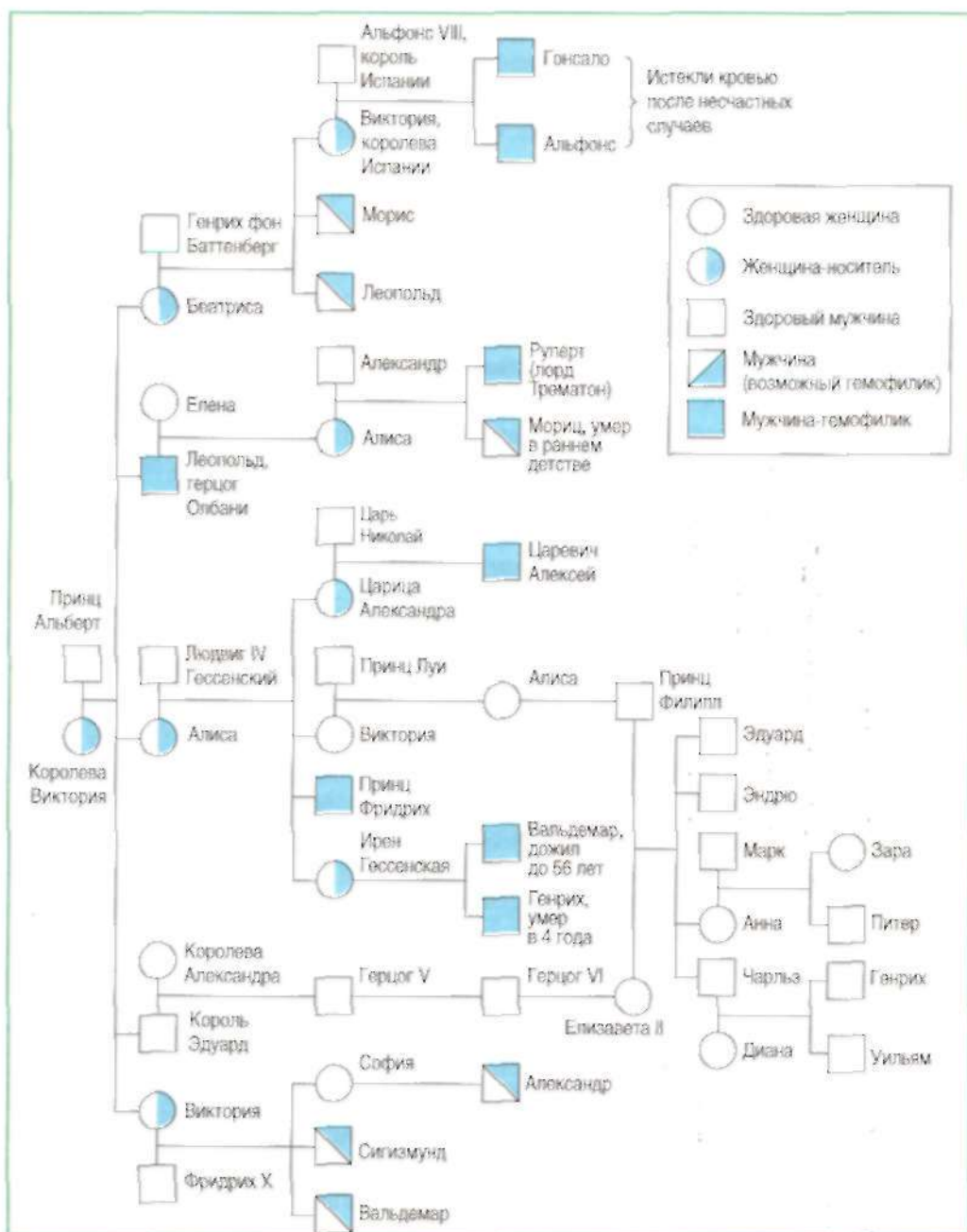


Рис. 115. Генеалогическое древо семей, царствовавших в Европе, иллюстрирующее наследование гемофилии

**Близнецовый метод** состоит в изучении развития признаков у близнецов. Он впервые был предложен английским антропологом и психологом Ф. Гальтоном в 1875 г. Данный метод позволяет определить вклад генетических и средовых факторов (климат, питание, обучение и т. д.) в развитие конкретных фенотипических признаков человека.

При использовании близнецового метода проводится сравнение монозиготных (однояйцевых) близнецов как друг с другом, так и с дизиготными (разнойяйцевыми) близнецами и с общей популяцией.

Монозиготные близнецы развиваются из одной зиготы, на стадии дробления давшей начало двум или более эмбрионам. С генетической точки зрения, они идентичны, так как обладают одинаковым генотипом. Соответственно, они очень похожи внешне, одного пола, имеют одинаковую группу крови, одинаковые отпечатки пальцев.

Дизиготные близнецы развиваются в том случае, если одновременно произошло оплодотворение двух яйцеклеток двумя сперматозоидами. Соответственно, такие близнецы имеют различные генотипы и сходны между собой не более чем обычные братья и сестры, так как имеют около 50 % идентичных генов. В среднем частота рождения близнецов составляет около 1 %, из них около  $\frac{1}{3}$  приходится на однояйцевых близнецов.

**Цитогенетический метод** основан на микроскопическом изучении хромосом. В 1956 г. шведские цитологи Д. Тибо и А. Леван установили, что у человека 46 хромосом (рис. 116), что положило начало широкому изучению хромосом человека.

В 1959 г. французские ученые Д. Лежен, Р. Тюрпен и М. Готье установили хромосомную природу синдрома Дауна. В дальнейшем были описаны другие хромосомные синдромы, встречающиеся у человека. В результате цитогенетика стала важнейшим разделом практической медицины. В настоящее время цитогенетический метод применяется для диагностики хромосомных болезней, составления цитологических карт хромосом, изучения мутационного процесса и т. д.

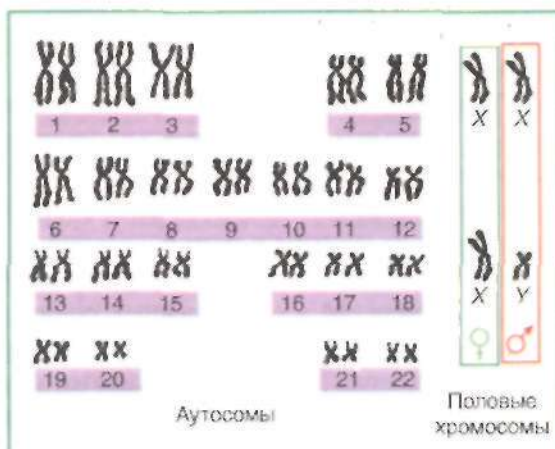


Рис. 116. Набор хромосом человека



Рис. 117. Основные типы дерматоглифических узоров

**Дерматоглифический метод** основан на изучении рельефа кожи на пальцах, ладонях и подошвах стоп (рис. 117). В отличие от других частей тела здесь имеются эпидермальные выступы (гребни), образующие сложные узоры (дуги, петли, завитки). Рисунок на пальцах строго индивидуален и может совпадать только у однояйцевых близнецов.

Классификация узоров была разработана Ф. Гальтоном в 1892 г. Дерматоглифика включает 3 раздела: дактилоскопию (изучение узоров на пальцах), пальмоскопию (рисунок ладони) и плантоскопию (рисунок подошвы стопы).

В настоящее время дерматоглифика используется в определении зиготности близнецов, диагностике некоторых наследственных заболеваний, судебной медицине и криминалистике для идентификации личности.

**Популяционно-статистический метод** используется для изучения частоты генов в популяции. Он позволяет выявить частоту наследственных болезней, закономерности мутационного процесса, роль наследственности и среды в возникновении болезней и многое другое.

Метод нашел свое применение в медицинской генетике при изучении частоты нормальных и патологических генов, генотипов и фенотипов в популяциях различных местностей, стран и городов. Кроме того, этот метод применяется для изучения наследственных болезней в разных популяциях с последующим прогнозированием их частоты в ряду поколений.

**Биохимический и молекулярно-генетические методы** основаны на выявлении изменений в определенных участках ДНК, определении биохимического состава плазмы и форменных элементов крови, мочи, пота, амниотической жидкости. Предметом диагностики являются различные белки, нуклеиновые кислоты и специфические метаболиты, качественный и количественный анализ которых достаточно точно отражает сущность целого ряда заболеваний, например болезней обмена веществ.

Данные методы применяются в медико-генетическом консультировании и в клинической практике для определения степени родства, диагностики гетерозиготности родителей по определенному признаку или заболеванию.

? 1. Что затрудняет изучение наследственности и изменчивости человека? 2. Каковы основные методы изучения наследственности и изменчивости человека? 3. Каковы возможности и перспективы использования генетических методов для диагностики, профилактики и лечения наследственных патологий?

## § 53. Наследственные болезни человека

Проблема здоровья и генетика тесно взаимосвязаны. С расширением наших знаний в области медицины и генетики количество известных наследственных заболеваний увеличивается. В настоящее время к наследственным относят более 5500 болезней и признаков. Среди них выделяют генные, хромосомные болезни и заболевания с наследственной предрасположенностью.

**Генные болезни** — это значительная группа заболеваний, возникающих при повреждениях ДНК на уровне гена. Обычно данные заболевания являются моногенными, т. е. в основе патологических последствий лежит одна пара аллельных генов.

Общая частота генных заболеваний в популяции составляет 1—2%. Моногенные заболевания наследуются в соответствии с законами Г. Менделя. По типу наследования выделяют аутосомно-доминантные, аутосомно-рецессивные и сцепленные с полом заболевания.

Большинство генных патологий вызвано мутациями в структурных генах, осуществляющих свою функцию через синтез белков. Мутация ведет к изменению структуры или количества белка, что может вызвать функциональные и фенотипические проявления.

К генным болезням относятся многочисленные болезни обмена веществ. Они могут быть связаны с нарушением обмена углеводов, липидов, аминокислот, металлов и др.

Примером генной болезни, связанной с нарушением аминокислотного обмена, является **фенилкетонурия**. Данное рецессивное заболевание вызывается нарушением метаболизма аминокислоты фенилаланина из-за дефекта гена, кодирующего фермент, превращающий эту аминокислоту в тирозин. В результате в организме накапливается фенилаланин, в дальнейшем превращающийся в фенилпировиноградную кислоту. Эта кислота, являясь нейротропным ядом, вызывает повреждения нервной системы. При своевременной постановке диагноза (на ранних этапах развития ребенка) фенилкетонурия успешно лечится с помощью специально подобранной диеты с низким содержанием фенилаланина.





Рис. 118. Характерные признаки синдрома Марфана

Мутация гена, отвечающего за синтез белка соединительнотканых волокон, приводит к блокировке его синтеза. В результате развивается **синдром Марфана** («паучьи пальцы»), наследующийся по аутосомно-доминантному типу и характеризующийся системным поражением соединительной ткани. Больных отличает высокий рост, длинные конечности и паукообразные пальцы, плоскостопие, деформация грудной клетки (рис. 118). Кроме этого, заболевание может сопровождаться недоразвитием мышц, косоглазием, катарактой, врожденными пороками сердца и т. д. Следует отметить, что синдромом Марфана страдали такие известные люди, как Н. Паганини и А. Линкольн.

Кроме нарушений обмена веществ, генные мутации способны вызвать изменения отдельных признаков: коротконолость, шестипалость, карликовость, атрофию зрительного нерва, глухоту и т. д.

**Хромосомные болезни** принято делить на две группы: болезни, связанные с аномалиями числа хромосом, и болезни, связанные с абберациями (структурными нарушениями) хромосом. В настоящее время описано около 700 таких заболеваний. Большинство из них приходится на патологию половых хромосом, затем идут аутосомные трисомии, реже встречаются абберации хромосом.

К синдромам с числовыми аномалиями половых хромосом относятся: синдром Шерешевского-Тернера, синдром полисомии по X-хромосоме у женщин, синдром Клайнфельтера. Причиной данных заболеваний является нарушение расхождения половых хромосом при образовании гамет.

**Синдром Шерешевского-Тернера** характерен только для женщины, у них отсутствует одна X-хромосома (моносомия по X-хромосоме, кариотип —  $44 + X0$ ). Частота встречаемости 1 : 3000 новорожденных девочек. Для больных, страдающих этим заболеванием, характерен низкий рост (в среднем 135 см), короткая шея с боковыми кожными складками, укорочение 4—5-го пальцев рук, отсут-

ствие или слабое развитие вторичных половых признаков, бесплодие. Нередко отмечается косоглазие, катаракта, дефекты слуха, аномалии мочевой системы. В 50 % случаев больные страдают умственной отсталостью или склонностью к психозам (рис. 119).

**Синдром полисомии по X-хромосоме** у женщин включает трисомию (кариотип  $44 + XXX$ ), тетрасомию ( $44 + XXXX$ ) и пентосомию ( $44 + XXXXX$ ). Трисомия встречается с частотой 1 : 1000 новорожденных девочек. Проявления достаточно разнообразны: отмечается незначительное снижение интеллекта, возможно развитие психозов и пизофрении, плодовитость обычно в норме. При тетрасомии и пентосомии повышается вероятность умственной отсталости, отмечаются соматические аномалии, недоразвитие гениталий.

**Синдром Клайнфельтера** наблюдается с частотой 2 : 1000 новорожденных мальчиков. Больные имеют лишнюю X-хромосому (кариотип —  $44 + XXY$ ). Генетические аномалии проявляются в период полового созревания и выражаются в недоразвитии семенников и вторичных половых признаков. Для мужчин с данным синдромом характерен высокий рост, евнухоидный тип телосложения (узкие плечи, широкий таз), увеличение грудных желез, слабый рост волос на лице. У большинства нарушен сперматогенез, и они бесплодны. Возможно отставание интеллектуального развития.

Встречается синдром дисомии по Y-хромосоме (кариотип  $44 + XYY$ ). Наблюдается с частотой 1 : 1000 новорожденных мальчиков. Обычно мужчины с данным синдромом не отличаются от нормы по умственному и физическому развитию. Возможно увеличение роста, незначительное снижение интеллекта, склонность к агрессии.

Среди аутосомных трисомий наиболее распространенным является **синдром Дауна**, причиной которого является трисомия по 21-й хромосоме. Частота заболевания составляет 1 : 600—800 новорожденных.

Больные с данным синдромом обычно характеризуются низким ростом, круглым уплощенным лицом, монголоидным разрезом глаз с эпикантусом — нависающей складкой над верхним веком, маленькими деформированными ушами, выступающей челюстью, маленьким носом с широкой плоской переносицей, специфическим дерматоглифическим рисунком ладони, нарушениями умственного



Рис. 119. Девочка с синдромом Шерешевского-Тернера

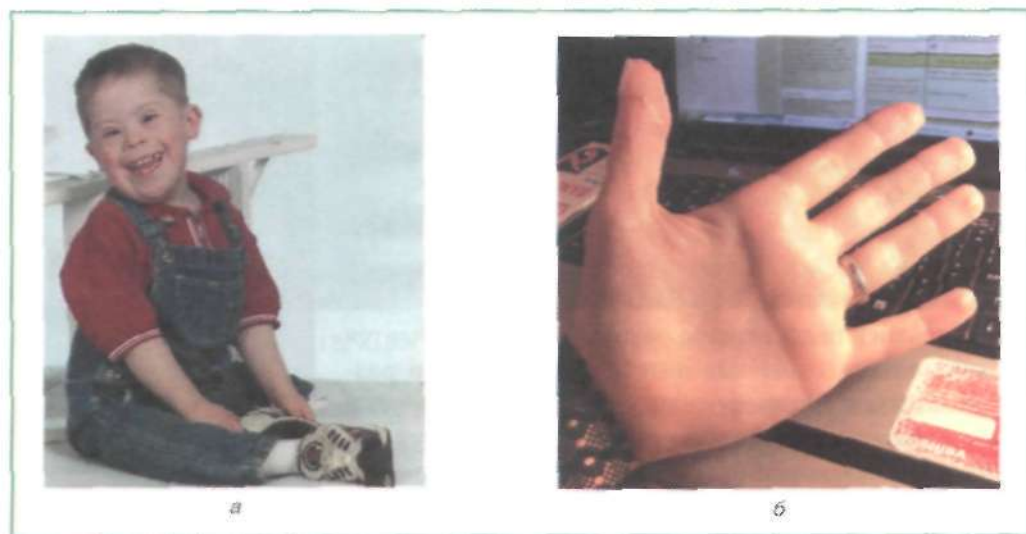


Рис. 120. Синдром Дауна: а — больной ребенок; б — характерный дерматоглифический рисунок ладони больного

развития (рис. 120). Около половины больных имеют пороки развития сердечно-сосудистой системы (сердца, крупных сосудов). Болезнь сопровождается снижением иммунитета, расстройством эндокринных желез, нарушением обмена веществ.

Встречаются заболевания, связанные с трисомией по 13-й и 18-й хромосомам. Дети с данными аномалиями хромосом из-за множественных пороков развития обычно умирают в возрасте до одного года.

Около 90 % от общего числа наследственных патологий человека составляют *заболевания с наследственной предрасположенностью*. К наиболее часто встречающимся болезням данного типа относятся: ревматизм, цирроз печени, сахарный диабет, гипертония, ишемическая болезнь сердца, шизофрения, бронхиальная астма и т. д. В отличие от генных болезней степень проявления заболевания зависит как от наследственности, так и от действия факторов внешней среды. Определенное сочетание внешних факторов может спровоцировать раннее развитие болезни. Например, курение может стимулировать развитие бронхиальной астмы, гипертонической болезни и т. д.

Наследственная предрасположенность может иметь моногенный или полигенный характер. В первом случае она определяется мутацией одного гена, для проявления которой необходим определенный внешний фактор. Во втором случае — сочетанием аллелей нескольких генов и комплексом факторов внешней среды. Такие болезни называют *мультифакториальными*.

*Диагностика, профилактика и лечение* наследственных и врожденных заболеваний имеют большое значение. Для этого во многих странах мира, в том числе и в Беларуси, создана сеть учреждений, обеспечивающих медико-генетическое консультирование населения. Основная цель медико-генетического консультирования — предупреждение рождения больного ребенка.

Генетическая консультация и дородовая диагностика обязательны, если родители будущего ребенка являются родственниками (при близкородственном браке в несколько раз повышается вероятность рождения детей с рецессивными наследственными заболеваниями), их возраст превышает 35 лет, они работают на вредном производстве, имеют генетически неблагополучных родственников, уже имеют детей с врожденными пороками развития.

Применение комплекса диагностических методов позволяет рассчитать риск рождения ребенка с наследственной аномалией, установить на ранних этапах развития причины заболевания и применить соответствующие методы лечения. Следует отметить, что курение, употребление алкоголя и наркотиков матерью или отцом будущего ребенка значительно повышают вероятность рождения ребенка с тяжелыми наследственными патологиями.

В случае рождения больного ребенка при своевременном выявлении ряда заболеваний возможно медикаментозное, диетическое и гормональное лечение, например, как уже отмечалось, при фенилкетонурии и диабете.

- ? 1. Каковы причины различных наследственных заболеваний человека? 2. Какие типы наследственных болезней выделяют? Какие генные болезни вы можете назвать? 3. Какие хромосомные болезни вы знаете? 4. Что вызывает развитие болезней с наследственной предрасположенностью? 5. Каковы задачи медико-генетического консультирования?

## Глава 7 Селекция и биотехнология

### § 54. Селекция, ее задачи и основные направления

Селекция (от лат. *selectio* — отбор, выбор) — это наука о путях создания новых и улучшения уже существующих сортов культурных растений, пород домашних животных и штаммов микроорганизмов с ценными для человека признаками и свойствами (рис. 121).

**Сортом, породой, штаммом** называют устойчивую группу (популяцию) живых организмов, искусственно созданную человеком и имеющую определенные наследственные особенности. Все особи внутри породы, сорта и штамма имеют идентичные, наследственно закрепленные морфологические, физиолого-биохимические и хозяйственные признаки и свойства, а также однотипную реакцию на действие факторов внешней среды.

Возникновение селекции как науки было связано с необходимостью решения такой жизненно важной проблемы всего человечества, как продовольствие. Для этого нужно не только постоянно совершенствовать традиционные методы ведения сельского хозяйства (внесение оптимальных доз минеральных и органических удобрений, осуществление комплекса мер по сохранению и повышению плодородия почв и др.), но и использовать новые научные методы производства продуктов питания в условиях интенсивного земледелия.

Возможности увеличения продукции сельского хозяйства экстенсивным путем, т. е. путем увеличения посевных площадей, уже давно исчерпаны. Поэтому самым эффективным и наиболее экономически выгодным способом повышения



Рис. 121. Применение селекции в различных областях

продуктивности сельхозпроизводства является селекция высокопродуктивных форм живых организмов. Например, так называемую «зеленую революцию» в земледелии Мексики, Индии и ряда других стран совершило внедрение низкорослых (с высотой стебля 100—110 см), полугарликовых (80—100 см) и карликовых (60—80 см) сортов *риса*, *пшеницы* и т. д. Они характеризуются не только устойчивостью к полеганию, но и высокой продуктивностью колоса, главным образом за счет увеличения числа зерновок. В результате урожайность пшеницы в Мексике выросла в 2 раза.

Основными направлениями современной селекции являются: 1) получение высокоурожайных сортов растений, плодовых и продуктивных пород животных; 2) повышение качества продукции (например, вкуса, внешнего вида, лежкости плодов и овощей, химического состава зерна — содержания белка, клейковины, незаменимых аминокислот); 3) получение растений и животных с хозяйственно важными физиологическими свойствами (скороспелость, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным климатическим условиям); 4) интенсификация развития (у растений — отзывчивость на удобрения и полив, а у животных — «оплата» корма).

На сегодняшний день в ряде случаев селекция буквально достигла некоего предела: есть породы кур, несущих яйца практически каждый день. Дальнейшая селекционная работа ведется в направлении наивысшей «оплаты» корма (т. е. создания пород, дающих наибольший выход продукции при наименьших затратах корма) с учетом индустриализации агропромышленного комплекса. Например, выведены породы кур, не снижающие продуктивности в условиях большой скученности животных на птицефабриках, а также сорта овощных культур, дающие высокие урожаи при выращивании в теплицах.

Современная селекция ведется с учетом потребностей рынка сельскохозяйственной продукции и конкретных отраслей промышленного производства. Другими словами, проводится специализированная селекция. Например, для выпечки высококачественного хлеба с эластичным мякишем и хрустящей корочкой необходимы сильные (стекловидные) сорта мягкой пшеницы с большим содержанием белка, упругой клейковины (не менее 30 %). Только в этом случае из 100 г зерна можно получить батон объемом 1000 см<sup>3</sup>, так как эластичная клейковина удерживает углекислый газ, выделяющийся при брожении. Для изготовления высших сортов печенья нужны хорошие мунистые (слабые) сорта мягкой пшеницы, а макаронные изделия (рожки, вермишель, лапша) вырабатываются из твердых сортов пшеницы.

Ярким примером селекции с учетом потребностей рынка служит пушное звероводство. Например, при выращивании таких ценных зверьков, как норка, выдра, лиса, отбираются животные с таким генотипом, который в большей степени соответствует постоянно меняющейся моде в отношении окраски и оттенков меха.

Успех работы селекционера во многом зависит от правильности выбора исходного материала (видов, сортов, пород, штаммов) для селекции, изучения его происхождения и эволюции, использования в селекционном процессе организмов с ценными признаками и свойствами. Поиск нужных форм ведется с учетом всего мирового генофонда в определенной последовательности. Прежде всего, используются местные формы с нужными признаками и свойствами, затем применяются методы интродукции и акклиматизации (т. е. привлекаются формы, обитающие в других странах или климатических зонах) и, наконец, идут в дело самые современные методы селекционной работы.

Для использования в селекции различного исходного материала (редких диких форм, сортов, изъятых из производства, и т. д.) создаются специализированные **генетические банки данных**. Примером такого банка является коллекция Всероссийского института растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИРа). В настоящее время она насчитывает более 213 000 образцов культурных растений и их диких сородичей 155 ботанических семейств, которые широко используются селекционерами разных стран как исходный материал для создания новых сортов зерновых, плодовых, овощных, технических, лекарственных и других культур.

Генетике принадлежит определяющая роль в решении практически всех селекционных задач. Она помогает рационально планировать селекционный процесс с учетом особенностей наследования каждого конкретного признака. Увеличение эффективности селекционной работы стало возможным в результате применения законов и методов генетики:

- 1) закона гомологических рядов наследственной изменчивости;
- 2) применения тестов для ранней диагностики селекционной перспективности исходного материала;
- 3) методов экспериментального мутагенеза и отдаленной гибридизации в сочетании с полиплоидизацией;
- 4) методов управления процессами рекомбинации и эффективного отбора наиболее ценных генотипов с нужным комплексом признаков и свойств.

Вместе с тем селекция опирается и на достижения других наук: систематики и географии растений и животных, цитологии, эмбриологии, биологии индивидуального развития, молекулярной биологии, физиологии и биохимии. Бурное развитие этих направлений естествознания открывает совершенно новые перспективы. Широкое использование в последние годы методов биотехнологии, культуры клеток и тканей позволило значительно ускорить селекционный процесс и поставить его на качественно новую основу. На сегодняшний день селекция уже вышла на уровень целенаправленного конструирования организмов с нужными признаками и свойствами.

- ? 1. Что такое селекция? Каковы направления ее развития? 2. Что называют породой животных? Сортом растений? Штаммом микроорганизмов? 3. С учетом чего ведется селекционная работа? 4. Какое значение для селекции имеет исходный материал? 5. На достижения каких наук опирается современная селекция?

## § 55. Методы селекции и ее достижения

*Основными методами селекции* являются отбор, гибридизация и мутагенез.

В основе селекционного процесса лежит **искусственный отбор**. В сочетании с генетическими методами он позволяет создавать сорта, породы и штаммы с *заранее определенными признаками и свойствами*. В селекции различают два основных вида отбора: массовый и индивидуальный.

*Массовый отбор* — это выделение группы особей, сходных по одному или комплексу желаемых признаков, без проверки их генотипа. Например, из всей популяции злаков того или иного сорта для дальнейшего размножения оставляют только те растения, которые отличаются устойчивостью к возбудителям болезней и полеганию, имеют крупный колос с большим числом колосков и т. д. При их повторном посеве снова отбирают растения с нужными качествами.

Основными достоинствами данного метода являются его простота, экономичность и возможность сравнительно быстрого улучшения местных сортов и пород. Недостаток состоит в невозможности индивидуальной оценки потомства, в силу чего результаты отбора неустойчивы.

При *индивидуальном отборе* (по генотипу) получают и оценивают потомство каждого отдельного растения или животного в ряду поколений при обязательном контроле наследования интересующих селекционера признаков. На последующих этапах отбора используют только те особи, которые дали наибольшее число потомков с высокими показателями.

Подобный отбор наиболее эффективен среди самоопыляемых растений (*пшеница, ячмень*), так как приводит к получению чистых линий, обладающих максимальной степенью гомозиготности. При этом от одного растения можно получить большое количество идентичных потомков за счет бесполого и полового размножения.

Для сельскохозяйственных животных характерно только половое размножение и немногочисленное потомство. Поэтому наряду с отбором производителя или пары родительских организмов применяются специальные методы разведения, например искусственное осеменение и искусственное оплодотворение. В последние десятилетия разработаны новые методы, значительно расширяющие возможности регулирования воспроизводства. Они связаны с манипулированием на



уровне клеток или эмбрионов, с использованием физиологически активных соединений, поэтому можно говорить о применении **репродуктивных технологий (биотехнологий)**. К числу таких технологий относят суперовуляцию, трансплантацию эмбрионов, хранение гамет и эмбрионов, целенаправленное получение двоен, регулирование пола, клонирование и т. д.

Потенциальные возможности воспроизводства млекопитающих огромны. В яичниках самок содержится десятки и сотни тысяч яйцеклеток. Однако в процессе онтогенеза лишь небольшая часть из них реализуется в виде потомства. С помощью суперовуляции — состояния, вызванного гормонами, когда в яичниках развивается и овулирует в несколько раз больше яйцеклеток (от 3—8 до 50), становится возможным получение большего потомства от лучших по продуктивности самок.

Следующим этапом разведения становится трансплантация эмбрионов (эмбриотехнология), которая заключается в пересадке одного или нескольких эмбрионов из матки племенных животных (доноров) в матку реципиентов, где эмбрионы развиваются до рождения. Применение данного метода упрощает обмен генофондом сельскохозяйственных животных между странами и континентами. Пересадка эмбрионов может быть использована и для получения потомства от ценных, но бесплодных животных, утративших способность к размножению в результате несчастного случая, болезни или по возрасту.

**Искусственное осеменение** является самым старым и хорошо отработанным методом разведения сельскохозяйственных животных. Применение этого метода позволяет эффективно использовать генетический потенциал лучших производителей. Экономический эффект от искусственного осеменения обусловлен снижением затрат на содержание большого поголовья производителей, а также возможностью быстрого размножения генотипа с хозяйственно полезными признаками. Например, используя искусственное осеменение, от одного быка можно получить до 35 000 телят. Для длительного сохранения семени используют **метод глубокого замораживания**. Сегодня во многих странах мира существуют банки спермы животных с ценными генотипами.

Отбор в селекции наиболее эффективен при сочетании с определенными типами скрещивания (**методами гибридизации**).

Все разнообразие методов внутривидовой гибридизации сводится к инбридингу и аутбридингу. **Инбридинг** — это близкородственное (внутрипородное или внутрисортное), а **аутбридинг** — неродственное (межпородное или межсортное) скрещивание.

При близкородственном скрещивании (инбридинге) в качестве исходных форм используются братья и сестры или родители и потомство (отец — дочь, мать — сын, двоюродные братья — сестры и т. д.). Этот тип скрещивания применяется для того, чтобы перевести большинство генов породы или сорта в гомозиготное состояние и, как следствие, избежать расщепления по хозяйственно ценным признакам в ряду поколений.

Вместе с тем при инбридинге часто наблюдается снижение жизнеспособности растений и животных, так как в гомозиготное состояние переходят и вредные рецессивные мутации.

Неродственное скрещивание (аутбридинг) наряду с разными формами отбора позволяет создать комбинацию полезных признаков, которые по отдельности характеризовали исходные породы или сорта.

При межпородном или межсортном скрещивании возрастает гетерозиготность организмов, вследствие чего гибриды первого поколения часто оказываются более жизнеспособными и плодовитыми, чем их родительские формы. Это явление называется **гетерозис** (от греч. *гетерозис* — изменение, превращение) или **гибридная мощь**. В последующих поколениях эффект гетерозиса ослабевает и исчезает.

Классическим примером успешного применения гетерозиса в растениеводстве является *кукуруза* (рис. 122). Впервые получение высокопродуктивных гетерозисных гибридов именно этого растения было поставлено на промышленную основу. Валовые сборы зерна такого гибрида были на 20—30 % выше, чем у родительских организмов.

В настоящее время гетерозис широко используется в селекции для повышения продуктивности растений, а также в промышленном птицеводстве (бройлерные цыплята) и свиноводстве.

При создании новых сортов растений селекционерами широко используется ряд методов по искусственному получению полиплоидов. Метод **автополиплоидии** (кратного увеличения числа наборов хромосом одного вида) приводит к увеличению размеров клеток и всего растения в целом. Полиплоиды по сравнению с исходными диплоидными организмами, как пра-

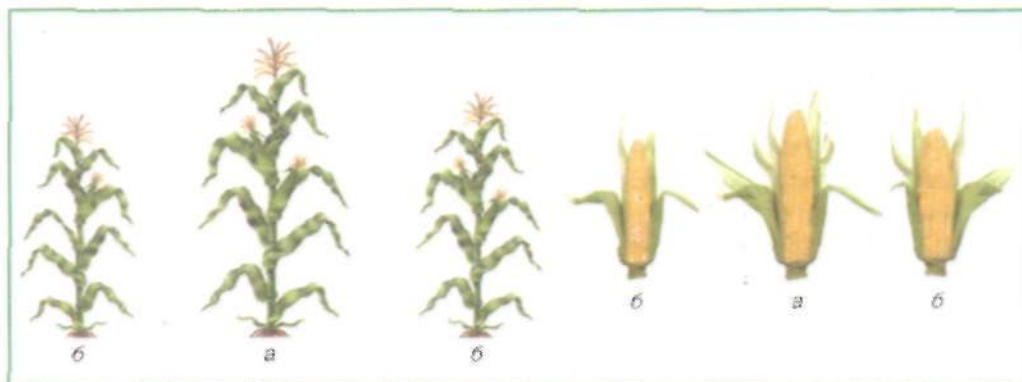


Рис. 122. Гетерозисные гибриды кукурузы (а), родительские линии (б)

вило, имеют большую вегетативную массу, более крупные цветки и семена (см. рис. 114). Кроме того, избыток хромосом повышает их устойчивость к патогенным организмам (вирусам, грибам, бактериям) и ряду других неблагоприятных факторов. Около 80 % современных культурных растений являются полиплоидами.

Ценные результаты дает **отдаленная гибридизация** (скрещивание разных видов или родов) организмов. Такие гибриды, как правило, бесплодны. Это связано с тем, что в геноме содержатся различные хромосомы, которые в мейозе не конъюгируют. Для восстановления плодovitости у межвидовых гибридов в 1924 г. советский генетик Г. Д. Карпеченко предложил использовать у отдаленных гибридов удвоение числа хромосом.

Сочетание отдаленной гибридизации и **аллоплоидии** (кратного увеличения числа хромосом у гибридных организмов, появляющихся при межродовой и межвидовой гибридизации) позволило получить гибриды *капусты* и *редьки*, *ржи* и *пшеницы*, *пшеницы* и *пырея* и др. Например, в результате гибридизации пшеницы (*Triticum*) и ржи (*Sekale*) получили ряд форм, объединенных общим названием **тритикале**. Они обладают высокой урожайностью пшеницы, зимостойкостью и неприхотливостью ржи, устойчивостью ко многим болезням.

С целью увеличения вариантов исходного материала для селекции используется **индуцированный мутагенез**. Так, у многих злаков (*ячмень*, *пшеница*, *рожь*) с помощью рентгеновского излучения были получены мутантные формы с рядом полезных признаков. Они отличаются не только повышенной урожайностью зерна, но и укороченным стеблем. Такие растения устойчивы к полеганию и имеют заметные преимущества при машинной уборке урожая. Кроме того, короткая и прочная соломина позволяет вести дальнейшую селекцию на увеличение размера и массы зерна без опасения, что повышение урожая приведет к полеганию растений.

**Селекция микроорганизмов** представляет большой интерес и имеет ряд особенностей: 1) у селекционера имеется неограниченное количество материала для работы: за считанные дни на питательных средах можно вырастить миллиарды клеток; 2) более эффективное использование мутационного процесса, позволяющее выявить любые мутации уже в первом поколении; 3) простота генетической организации бактерий: значительно меньшее количество генов, простая генетическая регуляция и т. д.

Эти особенности накладывают отпечаток на выбор методов селекции микроорганизмов. Так отбору высокопродуктивных штаммов предшествует целенаправленная работа селекционера с генетическим материалом исходных микроорганизмов. В частности, широко используются различные способы рекомбинирования генов: конъюгация, трансдукция, трансформация и др. Например,

конъюгация (обмен генетическим материалом между бактериями) позволяла создать штамм микроорганизмов, способный утилизировать углеводороды нефти.

Часто прибегают к трансдукции (перенос гена из одной бактерии в другую посредством бактериофагов) и трансформации (перенос ДНК, изолированной из одних клеток, в другие клетки).

Несмотря на то что вероятность возникновения мутаций у микроорганизмов ниже, чем у всех других организмов, вероятность выделения мутаций по данному гену у бактерий значительно выше, поскольку получить многомиллионное потомство у микроорганизмов можно довольно быстро.

Для выявления мутаций служат *селективные среды*, на которых способны расти мутанты, но погибают родительские клетки дикого типа.

Важным подходом в селекционной работе с микроорганизмами является получение рекомбинантов путем слияния протопластов или гибридизации разных штаммов бактерий.

**Достижения современной селекции.** За последние 100 лет усилиями селекционеров урожайность зерновых культур была повышена почти в 10 раз. Сегодня в ряде стран получают рекордные урожаи риса (100 ц/га), пшеницы, кукурузы и др.

Большие успехи достигнуты и селекционерами Беларуси. Использование новейших достижений в области генетики и биотехнологии позволило ученым Института земледелия и селекции НАН Беларуси значительно сократить селекционный процесс и ускорить создание новых сортов.

За 10 лет количество районированных сортов увеличилось в 3 раза. Только за период 2001—2005 гг. передано для испытания 122 сорта, включены в Госреестр 56 сортов зерновых, зернобобовых, технических и кормовых культур. Белорусские сорта высоко ценятся не только на родине, где они занимают более 75 % посевных площадей, но и в других странах. Более 70 сортов, разработанных в институте, допущены к использованию в 35 областях и краях России, а также в Украине, Литве, Латвии, Германии, испытываются в Молдавии, Кыргызстане, Канаде.

Учеными Белорусского научно-исследовательского института картофелеводства и плодово-овощеводства под руководством П. И. Альсмика выведены высокоурожайные, устойчивые к болезням сорта картофеля — *Темп*, *Агрономический*, *Огонек*, *Зубренок*, *Белорусский ранний*, *Ласунак*, *Орбита*, *Белорусский-3*, *Синтез* и др.

Широкую популярность в нашей стране и за рубежом получили белорусские сорта ягодных и плодовых культур (черная смородина — *Белорусская сладкая*, *Кантата*, *Памяти Вавилова*, *Катюша*, *Партизанка*; яблони — *Антей*, *Белорусское малиновое*).

Достигнуты значительные успехи в создании новых и улучшении уже существующих пород животных. В результате длительной и целенаправленной селекционно-племенной работы белорусскими учеными и практиками выведен черно-пестрый тип крупного рогатого скота, обеспечивающий в хороших условиях кормления и содержания удой до 6787 кг молока в год с жирностью до 3,94 % и содержанием белка 3,26 %.

Специалистами Научно-практического центра НАН Беларуси по животноводству созданы белорусская черно-пестрая порода крупного рогатого скота, белорусская мясная, белорусская черно-пестрая породы свиней и заводские типы свиней крупной белой породы. Породы свиней отличаются тем, что животные достигают живой массы 100 кг за 182—186 дней при среднесуточном приросте на контрольном откорме свыше 700 г, а приплод составляет 10—12 поросят за опорос.

Продолжается селекционная работа по укрупнению, повышению скороспелости и работоспособности лошадей белорусской упряжной группы, улучшению продуктивного потенциала овец по настригу шерсти, живой массе и плодовитости, по созданию продуктивных линий кур, уток, пород карпа, разведению трансгенных по гену лактоферона коз и др.

Белорусскими учеными разработаны также технология трансплантации эмбрионов в молочном и мясном скотоводстве (обеспечивает получение 55 телят на 100 эмбриопересадок) и технология замораживания эмбрионов, обеспечивающая повышение их сохранности и приживляемости на 10 % по сравнению с существующей.

2. 1. Что такое селекция? 2. Какие формы искусственного отбора вам известны? Охарактеризуйте их. 3. Каковы положительные и отрицательные стороны инбридинга у домашних животных? 4. Что такое гетерозис? Каково его практическое значение? 5. Какова роль полиплоидии в создании новых сортов растений? 6. Для чего применяется индуцированный мутагенез? 7. Расскажите о достижениях белорусских селекционеров.

## § 56. Основные направления биотехнологии

Термин «биотехнология» получил широкое распространение в нашем лексиконе сравнительно недавно, хотя многие технологии производства (хлебопечение, виноделие, сбраживание молочных продуктов, обработка кожи и т. д.), основанные на биологических процессах, существуют с давних времен.

В производственном отношении основой биотехнологий в процессе ее формирования стала микробиологическая промышленность, бурное развитие которой связано с открытием и началом производства антибиотиков.

**Биотехнология** — это наука, изучающая возможности использования организмов, биологических процессов и систем в производстве, включая превра-

шение разных видов сырья в высококачественные продукты. Применение биологических процессов при разработке производственных технологий дает основание рассматривать биотехнологию как отрасль того или иного производства, например сельскохозяйственная биотехнология, биоэнергетика, биотехнология пищевой промышленности и т. д.

Объектами биотехнологии являются вирусы, бактерии, протисты, грибы, а также растения, животные или изолированные клетки и субклеточные структуры (органеллы).

#### Основные направления биотехнологии:

1) производство с помощью микроорганизмов и культивируемых эукариотических клеток биологически активных соединений (ферментов, витаминов, гормонов), лекарственных препаратов (антибиотиков, сывороток, высокоспецифичных антител) и др.;

2) создание новых полезных штаммов микроорганизмов, сортов растений и пород животных;

3) разработка и использование биологических методов защиты растений от вредителей и болезней;

4) создание и использование биотехнологических методов защиты окружающей среды.

Успехи, достигнутые биологией за последние десятилетия благодаря быстрому развитию молекулярной биологии и генетической инженерии, позволили целенаправленно управлять биологическими процессами, сделали возможным конструирование молекул ДНК, отдельных клеток и целых организмов с заданными параметрами, что привело к созданию нового направления в науке — современной биотехнологии.

Основой современной биотехнологии является генетическая и клеточная инженерия в сочетании с микробиологическим синтезом и широким набором методов биохимии.

*Клеточная инженерия* — это культивирование в специальных условиях вне организма изолированных клеток или тканей растений, животных и микроорганизмов, включая различные манипуляции с ними (слияние, размножение и т. д.).

Особенно успешно развивается клеточная инженерия растений. Используя методы генетики, ученые отбирают линии клеток растений-продуцентов ценных веществ, которые способны расти на простых питательных средах, синтезируя при этом необходимое вещество в количествах, превышающих его синтез в самом растении. Культивирование массы таких клеток уже используется в промышленных масштабах для получения физиологически активных соединений. На-

пример, налажено производство биомассы *женьшеня* для нужд медицинской и парфюмерной промышленности.

Другое важное направление клеточной инженерии — клональное микро-размножение растений на основе **культуры тканей**. Это стало возможным благодаря способности растительных клеток в результате регенерации формировать целое растение из одной клетки.

Культуру растительных тканей выгодно использовать для быстрого размножения медленно растущих растений — *масличной пальмы*, *персика* и др. Так, при обычном разведении куст *малины* может дать не более 50 отростков в год, в то время как с помощью культуры тканей можно получить более 50 тыс. растений.

Методы клеточной инженерии позволяют значительно ускорить селекционный процесс при выведении новых сортов хлебных злаков и других важных сельскохозяйственных культур: срок их получения сокращается до 3—4 лет (вместо обычных 10—12).

Перспективным способом выведения новых сортов ценных сельскохозяйственных культур является применение нетрадиционных методов клеточной инженерии, таких, как соматическая гибридизация, гаплоидия, клеточная селекция, преодоление нескрещиваемости в культуре и др.

**Соматическая гибридизация** — это слияние двух различных клеток в культуре тканей. Сливаться могут разные виды клеток одного организма и клетки разных, иногда очень далеких видов, например мыши и крысы, кошки и собаки, человека и мыши.

Культивирование клеток растений стало возможным, когда научились с помощью ферментов избавляться от толстой клеточной стенки и получать изолированный протопласт. Протопласты можно культивировать так же, как и клетки животных, обеспечивать их слияние с протопластами других видов и получать новые гибридные растения.

Важное направление клеточной инженерии связано с ранними стадиями эмбриогенеза. Например, оплодотворение яйцеклеток в пробирке уже сейчас позволяет преодолевать некоторые распространенные формы бесплодия у человека. У сельскохозяйственных животных с помощью инъекций гормонов удается получить от одной коровы-рекордистки десятки яйцеклеток, оплодотворить их в пробирке спермой породистого быка, а затем имплантировать в матку других коров и таким путем получить от одного ценного экземпляра в 10 раз больше потомства, чем это было бы возможно обычным путем.

**Генетическая инженерия** — это раздел молекулярной биологии, связанный с целенаправленным созданием молекул ДНК, способных реплициро-

ваться в клетке-хозяине и осуществлять контроль за синтезом необходимых веществ.

В круг интересов генетической инженерии входят вопросы расшифровки структуры генов, синтеза рекомбинантной ДНК, клонирования, переноса генетического материала в реципиентные клетки (трансгенез), а также культивирования клеток и изучения новых признаков у трансгенных организмов.

Растения и животные, геном которых был изменен путем генно-инженерных операций, получили название **трансгенных растений и животных**.

Уже получены трансгенные мыши, кролики, свиньи, козы, в геноме которых работают чужеродные гены различного происхождения, в том числе гены бактерий, грибов, млекопитающих, человека. Есть трансгенные растения, на базе которых созданы сорта или формы различных сельскохозяйственных культур, которые невозможно было получить традиционными методами селекции. Например, выведены сорта *картофеля*, устойчивого к колорадскому жуку (листья вырабатывают белок, ядовитый для жуков), растения, способные защищать себя от токсичных тяжелых металлов и нефтепродуктов и даже очищать от этих веществ почву.

На сегодняшний день методы генетической инженерии позволяют осуществлять в промышленных масштабах синтез таких гормонов, как инсулин, интерферон и соматотропин (гормон роста), которые необходимы для лечения сахарного диабета, некоторых видов онкологических заболеваний и карликовости соответственно.

У биотехнологии, генетической и клеточной инженерии многообещающие перспективы. Внедрение нужных генов в клетки растений, животных и человека позволит постепенно избавиться от многих наследственных болезней человека, заставить клетки синтезировать необходимые лекарства и биологически активные соединения, а затем — белки и незаменимые аминокислоты, необходимые организму человека и обычно получаемые с пищей.

Используя методы, уже освоенные природой, биотехнологи работают над созданием новых источников энергии. Применение **биотоплива** экономически и экологически оправдано, так как позволяет в перспективе сократить использование невозобновляемых источников энергии (нефть, газ, уголь), при сжигании которых к тому же загрязняется окружающая среда.

- ? 1. Что такое биотехнология? 2. Каковы основные направления биотехнологии? 3. Расскажите о методах генетической и клеточной инженерии. Какие результаты получены при их применении? 4. Какие перспективы открываются в селекции в связи с применением методов генетической и клеточной инженерии?



## § 57. Инструменты генетической инженерии

**Ферменты разрезания и сшивания фрагментов ДНК.** Для того чтобы искусственным путем наделить организм новыми наследственными свойствами (создать трансгенную особь), нужно ввести в него хотя бы один чужеродный ген. Причем необходимо приготовить (сконструировать) фрагмент чужеродной ДНК, содержащий этот нужный ген. Осуществляется эта процедура с помощью двух операций: «разрезания» и «сшивания». Роль портняжных инструментов играют ферменты рестриктазы и лигазы.

**Рестриктазы** (своеобразные молекулярные ножницы), действуя на двуцепочечную ДНК, «узнают» в ней определенную последовательность нуклеотидов. Причем каждая рестриктаза узнает только свою последовательность ДНК, прикрепляется к ней и разрезает в месте прикрепления. Рестриктазам безразлично, какую ДНК разрезать — человека или растения, бактерии или вируса, лишь бы в ней были распознаваемые участки.

Обычно рестриктазы распознают в молекулах ДНК очень короткие, но строго специфичные для каждого фермента участки (**п а л и н д р о м ы**) длиной в 4—6 пар нуклеотидов. Их особенностью является то, что верхняя и нижняя цепи распознаваемых участков читаются слева направо и справа налево одинаково. Рестриктазы разрезают обе цепи ДНК посередине этих участков или с некоторым смещением. В первом случае образуются обрывки с ровными (тупыми) концами, а во втором — стороны разрезаемых цепочек ДНК заходят одна за другую. Такие одноцепочечные концы называются «липкими», поскольку они могут как бы слипаться между собой в силу комплементарности.

Ярким примером рестриктазы второго типа является **EcoRI**, которая узнает фрагмент ДНК из шести пар нуклеотидов  $\begin{matrix} \text{Г А А Т Т Ц} \\ \text{Ц Т Т А А Г} \end{matrix}$  и режет эту последовательность ДНК ассиметрично, «ступенькой» между нуклеотидами Г и А (рис. 123).

В результате место разреза в одной цепи смещено по отношению к другой на 4 пары оснований. При таком разрезе образуются два выступающих конца. Они притягиваются друг к другу, чтобы восстановить старые связи и скрепиться водородными мостиками.

Если с использованием той же **EcoRI** получить фрагменты ДНК из различных организмов (допустим слона и лягушки), то все они будут иметь одинаковые, подходящие друг к другу «липкие концы». Скрепить выступающие липкие концы двух молекул ДНК помогает другой фермент — **ДНК-лигаза**. Он лигирует, т. е. «сшивает» между собой сахарофосфатные остовы двух фрагментов с образованием полной структуры двойной спирали ДНК. Внешне она ничем не отличается от обычной ДНК.

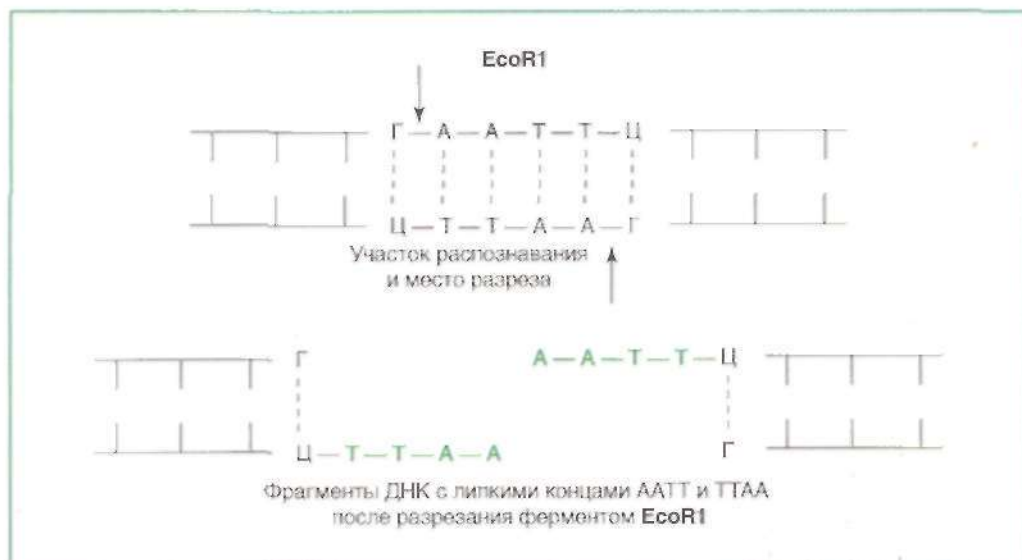


Рис. 123. Схема действия фермента рестриктазы **EcoRI** на двуцепочечную молекулу ДНК

В качестве примера приведем последовательности двух фрагментов ДНК, выделенных из организмов разных видов:

1) АГЦАТАЦГТГГААГТЦАЦА  
ТЦГТАТГАЦАЦТТААГТГТ

2) АТГААГТЦГТТАГЦАТАЦ  
ТАЦГТААГААТЦТТАГТ

Если мы хотим получить гибридную молекулу ДНК, то на первом этапе необходимо разрезать представленные фрагменты ДНК разных видов с помощью подходящих рестрикционных ферментов. В данном случае можно использовать рестриктазу **EcoRI**, которая расцепит ДНК двух видов на четыре новых фрагмента 1а, 1б и 2а, 2б с липкими концами ААТТ и ТТАА:

1а) АГЦАТАЦГТГ  
ТЦГТАТГАЦАЦТТАА

1б) ААТТЦАЦА  
ГТГТ

2а) АТГ  
ТАЦГТАА

2б) ААТТЦГТТАГЦАТАЦ  
ГААТЦТТАГТ

В ходе второго этапа необходимо смешать нужные нам фрагменты разных видов, допустим, 1а и 2б. В результате выступающие липкие концы скрепятся между собой, как им и положено, водородными связями в силу комплементарности:

АГЦАТАЦГТГ А-А-Т-Т-ЦГТТАГЦАТАЦ  
ТЦГТАТГАЦАЦ-Т-Т-А-А ГААТЦТТАГТ

Окончательное скрепление фрагментов 1а и 2б двух молекул ДНК производит фермент ДНК-лигаза, которая «сшивает» между собой сахарофосфатные остовы обоих фрагментов между нуклеотидами Г и А с образованием полной структуры ДНК. Таким образом, получение межвидовой гибридной молекулы ДНК завершено.

Сейчас в арсенале генетических инженеров имеется более 500 различных рестриктаз, способных разрезать ДНК примерно в 120 различных местах.

**Векторы — устройства для доставки и клонирования чужеродных генов.** Путем «сшивания» различных фрагментов ДНК в пробирке (вне организма) с помощью ферментов **рестриктаз** и **лигаз** исследователи научились конструировать разнообразные по своим составным частям гибридные ДНК.

Но как полученным фрагментам ДНК, несущим ценные гены, попасть в клетку и начать там «работать» — производить белки?

Для доставки чужеродных генов в различные организмы ученые стали применять специальные устройства, так называемые векторы. **Вектор** — это молекула ДНК, способная самостоятельно реплицироваться (самовоспроизводиться) в клетках различных организмов и обеспечивать размножение (клонирование) и работу (экспрессию) какого-либо искусственно встроенного в нее гена.

Идеальными векторными молекулами, созданными самой природой, оказались **плазмиды**, представляющие собой небольшие кольцевые молекулы ДНК, самостоятельно существующие в цитоплазме бактерий. Плазмиды способны к автономной репликации, обладают генами устойчивости к различным антибиотикам, что позволяет легко обнаружить их присутствие в клетках. Плазмиды могут внедряться в хромосому клетки хозяина, а также имеют участки ДНК (сайты рестрикции) для действия ряда ферментов рестриктаз. Первым успешным вектором, который начали использовать в генетической инженерии, стала кольцевая плаزمида **pSC101**. Она несет только один участок расщепления рестриктазой **EcoRI**. Под действием этого фермента плаزمида из кольцевой превращается в линейную. Концы линейной молекулы могут «слипаться» между собой или с любыми фрагментами другой ДНК, полученными под действием той же рестриктазы. Этапы введения фрагмента чужеродной ДНК в простейший плазмидный вектор **pSC101** с помощью рестриктазы **EcoRI** и последующее внедрение рекомбинантной плазмиды в бактерию *кишечная палочка* (*E. coli*) для клонирования (размножения) нужного рекомбинантного гена схематически показаны на рисунке 124.

Помимо плазмид, в качестве векторов успешно применяют **фаги** и **вирусы**. Недавно были созданы **космиды** — особый тип векторов, сочетающих свойства плазмиды и фага.

Таким образом, последовательно была образована основная триада элементов техники генетической инженерии: 1) выделение генов, 2) «сшивание» их с вектором и 3) доставка гибридной структуры (конструкции) в конкретный организм, где она сможет размножаться и наследоваться в потомстве.

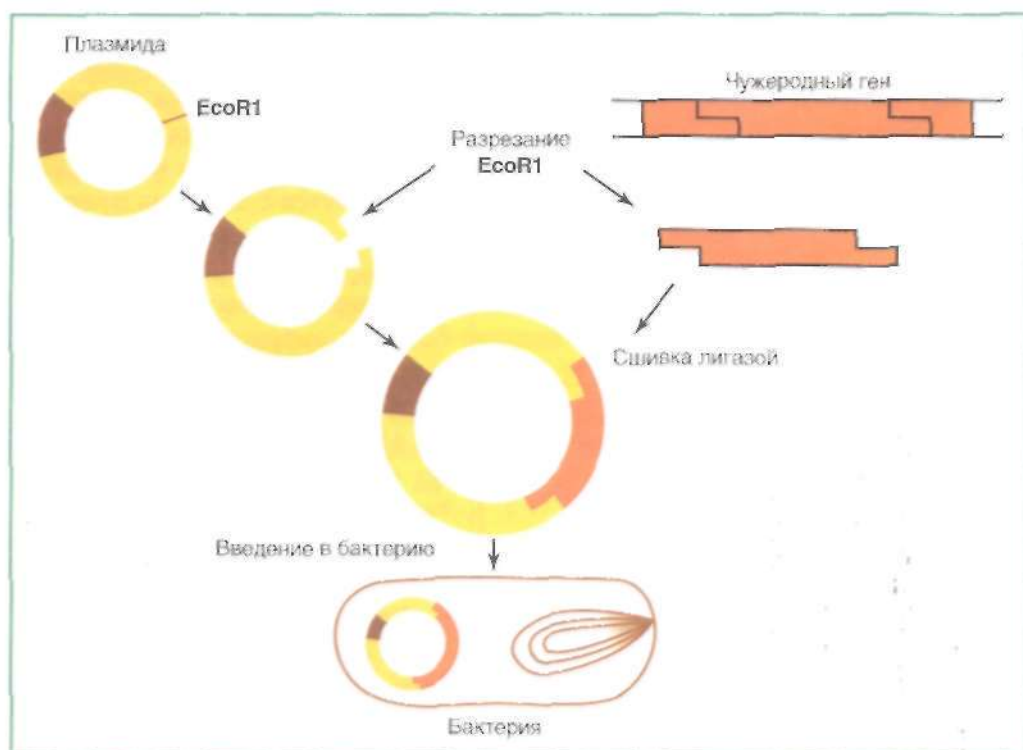


Рис. 124. Введение фрагмента рекомбинантной молекулы ДНК в плазмидный вектор рSC101 с помощью рестриктазы *EcoRI*

- ? 1. Что такое рестриктазы? Какую функцию они выполняют? 2. Чем отличаются разрезанные фрагменты ДНК с липкими и тупыми концами? 3. Какие ферменты лигируют («сшивают») фрагменты ДНК с образованием полной двуцепочечной структуры? 4. Что такое векторы? Какие типы векторов вам известны?

## § 58. Успехи и достижения генетической инженерии

**Методы получения трансгенных организмов.** Как уже отмечалось, растения и животных, несущих в своем геноме рекомбинантный (чужеродный) ген, принято называть трансгенными, а ген, интегрированный в геном реципиента, — трансгеном. Продукт этого гена (белок) является трансгенным. Благодаря переносу генов трансгенные животные приобретают новые качества.

**Метод микроинъекции ДНК** в оплодотворенные яйцеклетки с 1982 г. до настоящего времени остается наиболее популярным у исследователей, занятых получением трансгенных животных. И это несмотря на то, что он требует вы-

сокой квалификации и дорогостоящего оборудования. Сущность этого метода заключается в следующем: трансгенную конструкцию методом инъекции вводят в мужской пронуклеус оплодотворенной яйцеклетки. Далее яйцеклетки имплантируют в суррогатную мать, которая производит на свет трансгенных детенышей. Этапы получения трансгенных мышей, несущих чужеродную ДНК в каждом клеточном ядре, представлены на рисунке 125. Все начинается с введения фрагмента ДНК, содержащего несколько копий нужного гена, в пронуклеус оплодотворенной яйцеклетки мыши с помощью микропипетки.

В последние годы при создании трансгенных животных используют также эмбриональные стволовые клетки, которые берут из эмбриона на самых ранних стадиях развития (из бластоцисты, состоящей приблизительно из 150 клеток). Эти клетки могут дифференцироваться в любые типы клеток многоклеточного организма. Эмбриональные стволовые клетки можно культивировать в искусственных условиях в течение длительного времени и вводить в них целевые трансгены с помощью вирусных векторов. После чего клетки со встроенными чужеродными генами можно вводить в другие эмбрионы на стадии бластоцисты для получения трансгенных животных.

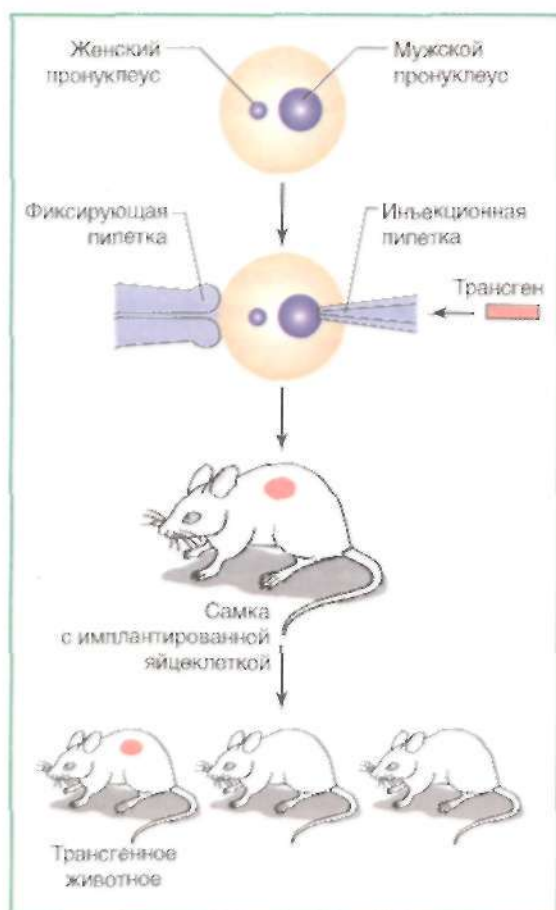


Рис. 125. Получение трансгенных мышей методом микроинъекции ДНК

Получение трансгенных животных с необходимыми признаками. Одна из важнейших задач современной биотехнологии — получение трансгенных животных с улучшенной продуктивностью, устойчивостью к болезням, а также создание так называемых **животных-биореакторов** — продуцентов ценных биологически активных веществ. Особый интерес в этом отношении представляет ген, кодирующий гормон роста.

Первые трансгенные рыбы со встроенным геном гормона роста были получены в 1982 г. У них отмечалось увеличение скорости роста и ускорение набора живой массы.

Впечатляющие результаты получены были и на *европейском лососе*. Особи лосося со встроенным геном гормона роста были на 20 % крупнее обычных и в 2 раза быстрее достигали товарной массы. Основные этапы получения трансгенных лососей показаны на рисунке 126.

Довольно часто для производства генно-инженерных медицинских препаратов используют культуру клеток животных. На этой основе разработано производство так называемого фактора VIII свертываемости крови человека. Это позволило успешно проводить лечение больных гемофилией. Ранее белок фактор VIII выделяли только из крови доноров, что было связано с риском заражения пациентов гепатитом и другими вирусными инфекциями.

Трансгенные животные как продуценты ценных биологически активных белков и гормонов имеют ряд преимуществ перед микроорганизмами и клеточными системами. Основное преимущество заключается в невозможности функционирования генов эукариот в прокариотических клетках. Кроме того, такие животные легко размножаются, содержание их относительно недорого, что делает трансгенных животных хорошими продуцентами разнообразных белков с приемлемой стоимостью.

Важно, что новые белки, получаемые в линиях клеток трансгенных животных, могут быть модифицированы тем или иным образом.



Рис. 126. Схема получения трансгенных лососей со встроенным геном гормона роста

В последние годы успешно начал работать совместный Белорусско-российский генно-инженерный проект по производству двух лекарственных препаратов на основе молока трансгенных коз, в геном которых встраивались соответствующие гены. Например, ген, кодирующий белок грудного молока лактоферин, который является основным антибактериальным и противовоспалительным компонентом женского молока. Стоимость этого препарата на рынке превышает 3 тыс. долларов за 1 г. Применение лактоферина позволяет в 10 раз снизить заболеваемость грудных

детей гастроэнтеритами. Прорурокиназа — тромболитический фермент, применение которого сразу после инфаркта в 5 раз снижает смертность. Несмотря на мощный лечебный эффект, этот препарат малодоступен для населения, поскольку стоимость одного курса лечения превышает тысячу долларов. В то же время только в Беларуси и России в таком лечении нуждается почти полмиллиона кардиологических больных. Использование трансгенных животных позволит снизить стоимость этих препаратов в 10—20 раз, и данные лекарства станут общедоступными.

**Генетическая терапия.** Быстрому развитию генетической терапии способствовали результаты, полученные в ходе осуществления международного проекта «Геном человека». Ожидается, что в ближайшие годы исследователи определят все функции генов и будут успешно использовать полученные данные в терапевтических целях для лечения и предупреждения наследственных болезней.

Генетическую терапию на современном этапе можно определить как лечение наследственных заболеваний путем введения генов в клетки пациентов с целью направленного изменения генетических дефектов или придания клеткам новых функций.

Первым наследственным заболеванием, в отношении которого были применены методы генетической терапии, оказался наследственный иммунодефицит, обусловленный мутацией в гене аденозиндезаминазы (ADA). 14 сентября 1990 г. четырехлетней девочке Аджанти Де-Сильва, страдающей этим заболеванием, были пересажены ее собственные Т-лимфоциты, предварительно трансформированные вне организма геном ADA при помощи вектора. После лечения в 25—30 % Т-лимфоцитов девочки уровень фермента аденозиндезаминазы стал нормальным и сейчас она здорова. В настоящее время генетическая терапия этого заболевания проводится в Италии, Франции, Великобритании и Японии.

Решающим условием успешной генотерапии является обеспечение эффективной доставки и длительного функционирования чужеродного гена в клетках-мишенях, а также создание условий для полноценной работы гена. В качестве клеток-мишеней чаще всего используются лимфоциты, клетки костного мозга, опухоли, печени, легких, сердца, скелетных мышц и др.

В настоящее время успешно применяется введение векторной конструкции, несущей ген фактора VIII свертываемости крови больным гемофилией А. Результаты клинических исследований свидетельствуют, что такое лечение предупреждает возникновение кровотечений и пациенты более года не испытывают необходимости в инъекциях фактора. Сейчас на проведение курсов заместительной терапии для одного больного затрачивается 100 тыс. долларов в год. Считается, что новый метод позволит пациентам обходиться без дорогостоящих инъекций 5—10 лет.

С точки зрения генетической терапии самыми простыми заболеваниями являются *моногенные*, которые требуют работы с одним геном. Имеются данные о разработке экспериментальных подходов и проведения клинических испытаний методов генотерапии почти 30 моногенных заболеваний человека.

Более сложными являются исследования в направлении ряда приобретенных заболеваний, развитие которых обусловлено комплексным взаимодействием генов с факторами окружающей среды — диабета, остеопороза, ревматоидного артрита, онкологических заболеваний. Результаты первых клинических испытаний этих подходов оказались в высшей степени обнадеживающими, в особенности при лечении нейродегенеративных и онкозаболеваний нервной системы.

- ? 1. Какие организмы называются трансгенными? 2. Дайте характеристику метода микроинъекции ДНК. 3. Приведите примеры использования методов генетической инженерии в животноводстве. 4. Что такое генетическая терапия?

## § 59. Достижения генетической инженерии в растениеводстве. Генетическая инженерия и биобезопасность

*Применение методов генетической инженерии для улучшения хозяйственных свойств растений.* Проблемы выращивания сельскохозяйственных растений связаны с повышением их устойчивости к стрессовым факторам, фитопатогенам, гербицидам и пестицидам, а также с расширением круга культурных растений, способных к симбиотической фиксации азота и т. д. Для этого в клетки растений вводятся нужные гены, перенесенные не только от других растений, но и от микроорганизмов и даже от животных.

Естественными векторами, способными осуществлять перенос чужеродных генов в растения, являются **Ti-плазмиды**, живущие в цитоплазме почвенной агробактерии (*Agrobacterium tumefaciens*) (рис. 127, с. 226).

Сегодня генетическая биотехнология осваивает новые рубежи. В настоящее время уже получены трансгенные формы *томатов* (более 260), *сои* (более 200), *хлопчатника* (более 150), *тыквенных растений* (более 80), *табака* (более 80), а также *пшеницы, риса, подсолнечника, огурцов, салата, яблонь* и других. Большинство созданных трансгенных растений (или растений первого поколения) содержат гены устойчивости к насекомым-вредителям и гербицидам.

В последнее время разрабатывается проект введения в зерновые культуры группы генов бактерий, способных усваивать атмосферный азот. Это позволит избавиться от необходимости вносить в почву азотные удобрения. Однако встраивать в зерновые необходимо целый комплекс из 17 бактериальных генов. Кроме того, нужно заставить «работать» все эти гены в чужеродном для них геноме (например, пшеницы), что существенно усложняет задачу.

Одним из перспективных направлений генетической инженерии является создание **растений-биореакторов** (по аналогии с животными-биореакторами), способных продуцировать белки, необходимые в медицине, фармакологии и др.



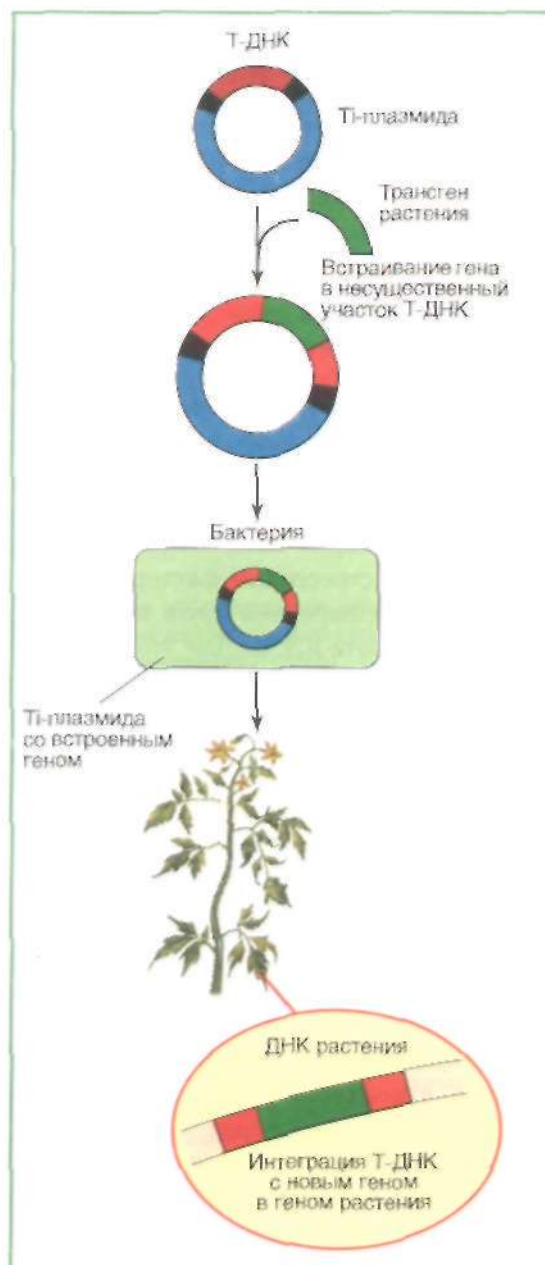


Рис. 127. Этапы введения ДНК в растение при помощи Тi-плазмидного вектора

Их достоинствами является относительная простота создания и размножения, высокая продуктивность. Кроме того, чужеродные белки не вызывают иммунных реакций у растений, чего трудно добиться у животных.

Одним из новейших направлений, в котором успешно используются трансгенные растения, является очистка почв и грунтовых вод от тяжелых металлов, радионуклидов и других загрязнителей.

**Генетическая инженерия и биобезопасность.** Одной из проблем, с которой столкнулась генетическая инженерия, является настороженное, а иногда и негативное отношение части общества к трансгенным организмам и продуктам из них. Этому способствовали публикации в средствах массовой информации, в которых утверждалось, что трансгенная продукция вредна для человека, поскольку она может содержать аллергены, а сами трансгенные организмы несут угрозу для экологии и будущих поколений.

Следует подчеркнуть, что уже более 15 лет в развитых странах (США, Канаде и др.) используется значительное количество генно-инженерных продуктов. Однако каких-либо нежелательных, научно доказанных эффектов от их применения установлено не было. Еще на стадии создания генетически модифицированных организмов осуществляется строгий контроль за

тем, чтобы вносимый ген не синтезировал какой-либо токсичный или аллергенный компонент. После этого продукты, вырабатываемые трансгенным организмом, изучаются в лабораториях.

Кроме того, при выпуске на рынок генетически модифицированные продукты, так же как и любые другие, полученные химическим или иным способом (фармакологические препараты, стимуляторы роста, сахарозаменители, пищевые красители, консерванты, удобрения и т. д.), проверяются специальными службами. Их испытывают на токсичность, канцерогенность и т. п. Поэтому трансгенная продукция, пройдя подобные испытания, становится не более опасной, чем любая другая. Что касается вредного влияния генетически измененных организмов на окружающую среду, то здесь однозначного ответа пока нет, и теоретически такая проблема существует.

Результаты специальных исследований показывают, что экологический риск при выращивании трансгенных растений можно сравнить с риском испытания новых селекционных сортов. Все соединения, которые появляются в трансгенных растениях, как правило, уже существуют в природе. Имеется определенный риск переноса генов, например, гербицидоустойчивости в сорную растительность в процессе их случайного скрещивания с гербицидоустойчивыми трансгенными растениями. Однако уже давно известно, что при длительном использовании гербицида такие сорняки могут появляться и в обычных условиях. Кроме того, возможен обмен генов между сконструированными растениями и родственными им культурными и дикими видами, что в отдаленном будущем может сказаться на стабильности сложившихся экосистем. Сегодня из-за сравнительно короткого срока использования трансгенных растений мы не можем абсолютно точно предсказать отдаленные последствия их влияния на окружающую среду.

Поэтому, чтобы исключить неконтролируемое использование генетически измененных организмов, международные организации и отдельные страны разработали ряд законодательных документов, направленных на предупреждение возможных неблагоприятных экологических последствий для окружающей среды и здоровья человека от использования генно-инженерных биотехнологий.

В Беларуси, как и в большинстве развитых стран, ведется работа по созданию нормативной базы по биобезопасности. В 2006 г. был принят Закон Республики Беларусь «О безопасности генно-инженерной деятельности». В нем сформулированы основные принципы безопасности в работе с генетически модифицированными организмами и продуктами, созданными на их основе. Определены организационно-правовые основы государственного регулирования, порядок государственной экспертизы безопасности генетически модифицирован-

ных организмов, их регистрации, высвобождения в окружающую среду и другие вопросы.

Все эти меры будут способствовать минимизации возможных вредных последствий от использования генно-инженерных технологий, без которых человечество в XXI в. уже никак не сможет обойтись. Достаточно сказать, что доход от использования продуктов молекулярно-биотехнологической индустрии за последнее десятилетие увеличился с 30 млрд до 100 млрд долларов в год.

- ? 1. Назовите успешные и перспективные примеры применения методов генетической инженерии в растениеводстве. 2. Приведите примеры нежелательных эффектов использования генетически модифицированных организмов. 3. Какие меры принимаются для недопущения неконтролируемого использования генетически модифицированных организмов?

# Содержание

Введение .....	3
----------------	---

## Глава 1

### Химические компоненты живых организмов

§ 1. Содержание химических элементов в организме. Макро- и микроэлементы .....	6
§ 2. Химические соединения в живых организмах. Неорганические вещества .....	8
§ 3. Органические вещества. Аминокислоты. Белки .....	12
§ 4. Свойства и функции белков .....	18
§ 5. Углеводы .....	24
§ 6. Липиды, их строение и функции .....	29
§ 7. Нуклеиновые кислоты .....	32
§ 8. АТФ .....	37
§ 9. Биологически активные вещества .....	38

## Глава 2

### Клетка — структурная и функциональная единица живых организмов

§ 10. История открытия клетки. Создание клеточной теории .....	42
§ 11. Методы изучения клетки .....	45
§ 12. Строение клетки .....	48
§ 13. Цитоплазматическая мембрана .....	51
§ 14. Гиалоплазма. Цитоскелет .....	55
§ 15. Клеточный центр. Рибосомы .....	58
§ 16. Эндоплазматическая сеть. Комплексы Гольджи. Лизосомы .....	59
§ 17. Вакуоли .....	63
§ 18. Митохондрии. Пластиды .....	65
§ 19. Ядро .....	70
§ 20. Особенности строения клеток прокариот .....	73
§ 21. Особенности строения клеток эукариот .....	76
§ 22. Клеточный цикл .....	79
§ 23. Митоз. Амитоз. Простое бинарное деление .....	82
§ 24. Мейоз и его биологическое значение .....	87

## Глава 3

### Обмен веществ и преобразование энергии в организме

§ 25. Общая характеристика обмена веществ и преобразование энергии .....	90
§ 26. Энергетический обмен .....	92
§ 27. Брожение .....	95
§ 28. Фотосинтез .....	97
§ 29. Хранение наследственной информации .....	102
§ 30. Реализация наследственной информации — синтез белка на рибосомах .....	104

## Глава 4

## Структурная организация и регуляция функций в живых организмах

§ 31. Типы структурной организации живых организмов	109
§ 32. Ткани и органы растений	113
§ 33. Ткани и системы органов животных	118
§ 34. Регуляция жизненных функций организмов	126
§ 35. Общая неспецифическая защита организма	132
§ 36. Специфическая иммунная защита организма	134
§ 37. Иммунологическая реакция организма (иммунный ответ)	136

## Глава 5

## Размножение и индивидуальное развитие организмов

§ 38. Типы размножения организмов. Бесполое размножение	139
§ 39. Половое размножение. Образование половых клеток	142
§ 40. Оплодотворение	147
§ 41. Онтогенез. Эмбриональное развитие животных	152
§ 42. Постэмбриональное развитие	156
§ 43. Онтогенез человека	158

## Глава 6

## Наследственность и изменчивость организмов

§ 44. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем. Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя	163
§ 45. Цитологические основы наследования признаков при моногибридном скрещивании	168
§ 46. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя	171
§ 47. Взаимодействие аллельных генов. Множественный аллелизм	175
§ 48. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование	177
§ 49. Генетика пола	182
§ 50. Изменчивость организмов, ее типы. Модификационная изменчивость	187
§ 51. Генотипическая изменчивость	191
§ 52. Особенности наследственности и изменчивости человека	197
§ 53. Наследственные болезни человека	201

## Глава 7

## Селекция и биотехнология

§ 54. Селекция, ее задачи и основные направления	206
§ 55. Методы селекции и ее достижения	209
§ 56. Основные направления биотехнологии	214
§ 57. Инструменты генетической инженерии	218
§ 58. Успехи и достижения генетической инженерии	221
§ 59. Достижения генетической инженерии в растениеводстве. Генетическая инженерия и биобезопасность	225

Учебное издание

**Лисов Николай Дмитриевич**  
**Лемеза Николай Алексеевич**  
**Шевердов Владимир Владимирович**  
**Гончаренко Григорий Григорьевич**

## **БИОЛОГИЯ**

Учебное пособие для 10 класса  
общеобразовательных учреждений  
с русским языком обучения

2-е издание, переработанное

Зав. редакцией *В. Г. Бехтина*. Редактор *Е. В. Литвинович*. Оформление *А. С. Хотева*. Художественный редактор *Л. А. Дашкевич*. Технический редактор *М. И. Человойская*. Компьютерная верстка *Т. В. Свириденко*. Корректоры *В. С. Бабеня, Д. Р. Лосих, Т. П. Ведерникова, Е. П. Тхир*.

Подписано в печать 13.05.2009. Формат 70 × 90<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная. Гарнитура литературная. Офсетная печать. Усл. печ. л. 16,97. Уч.-изд. л. 16. Тираж 121 100 экз. Заказ 51.

Издательское республиканское унитарное предприятие  
«Народная асвета» Министерства информации Республики Беларусь.  
ЛИ 02330/0494083 от 03.02.2009. Пр. Победителей, 11, 220004, Минск.

Республиканское унитарное предприятие «Минская фабрика цветной печати».  
ЛП № 02330/0494156 от 03.04.2009. Ул. Корженевского, 20, 220024, Минск.

# БИОЛОГИЯ

Учебное пособие для 10 класса  
общеобразовательных учреждений  
с русским языком обучения

Под редакцией Н. Д. Лисова

*Допущено  
Министерством образования  
Республики Беларусь*

2-е издание, переработанное



Минск «Народная асвета» 2009

УДК 57(075.3=161.1)

ББК 28.0я721

Б63

**Авторы:**

Н. Д. Лисов, Н. А. Лемеза, В. В. Шевцов, Г. Г. Гончаренко

**Рецензенты:**

*кафедра биологии Белорусского государственного медицинского университета (кандидат биологических наук, доцент кафедры В. В. Давыдов); методист высшей категории учебно-методического отдела Гродненского государственного института повышения квалификации и переподготовки руководящих кадров и специалистов образования Н. П. Коробова*

**Биология** : учеб. пособие для 10-го кл. общеобразоват. учреждений Б63 с рус. яз. обучения / Н. Д. Лисов [и др.]; под ред. Н. Д. Лисова. — 2-е изд., перераб. — Минск : Нар. асвета, 2009. — 230 с. : ил.

ISBN 978-985-03-1132-0.

УДК 57(075.3=161.1)

ББК 28.0я721

ISBN 978-985-03-1132-0

- © Лисов Н. Д., Камлюк Л. В., Лемеза Н. А., 2001
- © Лисов Н. Д., Лемеза Н. А., Шевцов В. В., Гончаренко Г. Г., 2009
- © Оформление. УИ «Народная асвета», 2009