

Г. В. Гуляев

Генетика

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 37-053.2
ББК 74.27я7
Г11

Г11 **Г. В. Гуляев**
Генетика / Г. В. Гуляев – М.: Книга по Требованию, 2013. – 352 с.

ISBN 978-5-458-29211-5

В учебнике изложены цитологические основы наследственности, закономерности наследования при внутривидовой гибридизации, основы молекулярной генетики. В третьем издании (второе вышло в 1977 г.) расширено изложение проблемы генетической инженерии, гибридизации соматических клеток, культуры тканей, репарации генетических повреждений, а также использование достижений генетики в селекции растений. Учебник предназначен для студентов высших учебных заведений по специальности «Агрономия».

ISBN 978-5-458-29211-5

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

нии, Э. Чермак в Австрии и Г. Де-Фриз в Голландии, проводя опыты по гибридизации различных растений, независимо друг от друга получили те же результаты, что и Г. Мендель. 1900 г., когда были переоткрыты закономерности наследственности, впервые установленные Г. Менделем, считается официальной датой рождения генетики. Это название науке о наследственности и изменчивости было дано позже, в 1906 г., английским генетиком В. Бэтсоном.

Главная задача генетики — разработка методов управления наследственностью и изменчивостью для получения нужных человеку форм растений, животных и микроорганизмов и управления индивидуальным развитием организмов.

Генетика, как любая наука, имеет свои методы исследования. Основные из них следующие.

1. *Гибридологический анализ*, заключающийся в использовании системы скрещиваний для установления характера наследования признаков и генетических различий изучаемых организмов. Гибридологический анализ, дополненный после работ Г. Менделя рядом специфических методов и приемов исследования наследственности, вошел в качестве важнейшей составной части в генетический анализ — основной метод генетики.

2. *Цитологический метод* — изучение структур клеток в связи с размножением организмов и передачей наследственной информации. На основе этого метода при использовании новейших способов изучения хромосомных структур возникла новая наука — цитогенетика.

3. *Онтогенетический метод* используется для изучения действия генов и проявления их в индивидуальном развитии организмов — онтогенезе в разных условиях внешней среды.

4. *Статистический метод*, с помощью которого изучают статистические закономерности наследственности и изменчивости организмов.

Огромное влияние на развитие генетики и биологии в целом оказало учение Ч. Дарвина. Он впервые поставил биологию на научную основу, а также показал, что в основе эволюции и селекции лежит действие изменчивости, наследственности и отбора. Эти положения стали основой для последующего развития генетики. В свою очередь, генетика, установив дискретность наследственно-



Чарлз Дарвин (1809—1882).

сти и закономерности мутационной изменчивости, генетические процессы в популяциях, способствовала утверждению и дальнейшему развитию дарвиновской теории эволюции. Уже в 20—30-х годах нашего столетия был осуществлен синтез генетики и дарвинизма, и взаимное влияние этих наук стало очень плодотворным.

В истории генетики можно выделить три основных периода. Два из них, продолжавшиеся с 1900 по 1953 г., составляют эпоху классической генетики. Третий период, начавшийся после 1953 г., открыл эпоху молекулярной генетики.

Первый период (1900—1910 гг.) в развитии генетики связан с утверждением открытий Г. Менделя: принципа дискретности в передаче наследственного материала и метода гибридологического анализа. Многочисленные опыты по гибридизации, проведенные в первом десятилетии XX в. с разными растениями и животными, показали, что правила в наследовании признаков, установленные впервые Г. Менделем, имеют универсальный характер и применимы по отношению ко всем организмам, размножающимся половым путем. Следовательно, законы наследственности едины для всего органического мира.

В этот период закономерности наследования признаков изучают на уровне целостного организма и не связывают с какими-либо материальными структурами клетки. Передачу и распространение в поколениях наследственных факторов рассчитывают с помощью буквенных схем и формул. Важнейшее значение для последующего развития генетики имела выдвинутая в это время (1901—1903 гг.) голландским ученым Гуго Де-Фризом теория мутаций. Датский генетик В. Иогансен на основе своих опытов по изучению наследования признаков в популяциях и чистых линиях фасоли (1903 г.) разработал и ввел в генетику понятия — ген, генотип, фенотип (1909 г.).

Второй период (1911—1953 гг.) связан с установлением материальных основ наследственности. Еще в первое десятилетие развития генетики (1902—1907 гг.) Т. Бовери, У. Сэттон и Э. Вильсон обосновали хромосомную теорию наследственности. Было выяснено, что между поведением наследственных факторов и хромосом в процессах клеточного деления (митоз) и образованием половых клеток (мейоз), передающихся следующим поколениям, существует определенная связь. Для изучения явлений наследственности в это время стали пользоваться цитологическими методами. Произошло объединение метода генетического анализа с цитологическим методом. Так в генетике возникло цитогенетическое направление. Было установлено, что наследственные факторы находятся в клетке. Изучение наследственности поднялось на более высокий уровень.

Решающее значение для обоснования и утверждения хромосомной теории наследственности имели начавшиеся в 1910 г. исследования американского генетика Т. Моргана с плодовой мушкой дрозофилой. В работах Т. Моргана и его учеников понятие наследственного фактора (гена) получило материальное воплощение.

Хромосомная теория наследственности установила, что гены находятся в хромосомах и расположены в них в линейном порядке; они образуют столько групп сцепления, сколько пар гомологичных хромосом имеется у данного вида; гены, находящиеся в одной группе сцепления, благодаря явлению перекреста (кроссинговера) могут рекомбинироваться; величина рекомбинации — функция расстояния между генами. К началу 20-х годов у дрозофилы было обнаружено и локализовано во всех четырех группах сцепления несколько сотен генов. Установленные на плодовой мушке принципы определения местоположения генов в хромосомах были перенесены на другие животные и растительные объекты и оказались верными для всех видов организмов.

Хромосомная теория стала крупнейшим обобщением и синтезом данных, полученных путем скрещивания и изучения строения хромосом. Но мутации гена в это время представлялись как результат самопроизвольных и независимых от внешних условий изменений наследственности. Многочисленные попытки вызвать мутации под влиянием внешних воздействий на организм оказывались безрезультатными. Лишь в 1925 г. советским ученым Г. А. Надсону и Г. С. Филиппову впервые в мире удалось получить мутации у дрожжевых грибов под воздействием лучей радия. В 1927 г. американский генетик Г. Мёллер опубликовал результаты своих работ о большом повышении частоты мутаций у дрозофилы под действием лучей Рентгена. Он же разработал методику точного количественного учета мутаций. Так была доказана изменчивость генов под влиянием внешних условий.

В 1928 г. в США Л. Стадлер получил первые рентгеномутации у ячменя и кукурузы, а в 1928—1932 гг. в СССР А. А. Сапегин и Л. Н. Делоне выявили серию хозяйственно-полезных мутантных форм пшеницы. Они предложили использовать радиационный мутагенез в качестве одного из методов создания исходного материала для селекции. Все эти работы положили начало новому направлению в науке о наследственности и изменчивости, названному впоследствии *радиационной генетикой*.

Радиационная генетика изучает влияние различных видов излучений на наследственность. Первые данные о возникновении наследственных изменений под влиянием некоторых химических соединений получили в начале 30-х годов В. В. Сахаров и М. Е. Лобашев. В середине 40-х годов в результате работ советского генетика И. А. Раппопорта и английского генетика Ш. Ауэрбах было открыто несколько классов химических соединений, вызывающих наследственные изменения, и создана теория химического мутагенеза. В дальнейшем на основе работ по экспериментальному мутагенезу в генетике возникла проблема направленного получения нужных хозяйственно-полезных наследственных изменений. Биологической основой методов направленного получения мутаций является открытый в 1920 г. Н. И. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости организмов.

Исключительно большое методологическое значение для разработки теории гена имели экспериментальные и теоретические работы А. С. Серебровского и Н. П. Дубинина, впервые доказавших в начале 30-х годов делимость гена и обосновавших свою теорию сложного (центрового) его строения. Тем самым было преодолено одно из неправильных представлений хромосомной теории наследственности, рассматривавшей ген как последнюю, далее неделимую единицу наследственного материала. Дальнейшее развитие теории гена привело к существенному изменению сложившихся о нем представлений в хромосомной теории наследственности. Ген стали понимать как участок хромосомы, контролирующий развитие определенного признака. Он имеет определенную протяженность и состоит из отдельных в той или иной степени различающихся по функциям субъединиц, способных разделяться кроссинговером и самостоятельно мутировать.

В 20—30-х годах работами С. Райта, Дж. Холдена и Р. Фишера были заложены основы генетико-математических методов изучения процессов, происходящих в популяциях. Но решающий вклад в создание генетики популяций и эволюционной генетики внесли советский генетик С. С. Четвериков (1926 г.) и его ученики. Изучение в популяциях мутационного процесса, динамики численности особей, влияния изоляции и миграции, закономерностей действия отбора оказалось очень плодотворным. Положения и методы генетики популяций составляют основу современной генетической теории селекции.

Третий период в развитии генетики, начавшийся после 1953 г., связан с использованием методов и принципов исследований точных наук: химии, физики, математики, кибернетики и т. д. Стали широко применять электронную микроскопию, рентгеноструктурный анализ, скоростное центрифугирование, метод радиоактивных изотопов, чистые препараты витаминов, ферментов и аминокислот и т. д. Анализ материальных основ наследственности перешел на молекулярный уровень изучения структурной организации живой материи.

В это время существенно изменились объекты генетических исследований. Стали изучать микроорганизмы — грибы и бактерии, а также вирусы, отличающиеся быстрым размножением, что позволило получать в эксперименте в короткие сроки сотни и тысячи поколений со многими миллионами и миллиардами особей в каждом. Это резко расширило возможности генетического анализа и создало условия для решения таких задач, которые раньше казались неразрешимыми.

В 40-х годах в результате работы американских биохимиков Г. Бидла и Э. Татума с сумчатым грибом нейроспорой были выяснены химические процессы (образование ферментов), в которых гены влияют на обмен веществ и в конечном счете на формирование всех морфологических признаков и физиологических свойств живых организмов. Была выдвинута гипотеза «один ген — один фермент». Получив подтверждение в многочисленных эксперимен-

тах, она стала одной из центральных теорий молекулярной генетики.

В 1944 г. американским микробиологом-генетиком О. Эвери с сотрудниками в опытах по бактериальной трансформации были представлены убедительные доказательства того, что основным материальным носителем наследственности являются не белковые компоненты хромосом, а ее ДНК. В 1952 г. в опытах А. Херши и М. Чейз было показано, что при нападении фага на бактерию в нее внедряется только нить ДНК фага, а его белковая оболочка остается снаружи, и этого оказывается достаточно для наследственного изменения свойств бактериальной клетки.

Открытия огромной важности, углубившие хромосомную теорию наследственности, сделаны в генетике за последние 30 лет. Сущность этих открытий в основных чертах следующая: установление молекулярной структуры и функции гена, связь воспроизведения клеток со способностью к самоудвоению молекул ДНК, сведение явлений наследственности к передаче в ряду поколений способности организмов в течение всей их жизни воспроизводить сходные типы обмена веществ.

Вскоре после того, как была установлена важнейшая генетическая роль ДНК, Дж. Уотсон и Ф. Крик создали модель строения ее молекулы (1953 г.). В 1957 г. американский генетик А. Корнберг искусственно создал вирусную частицу, способную к размножению и обладающую всеми свойствами природных вирусов, а в 1958 г. в лабораторных условиях осуществил искусственный синтез ДНК. В 1961—1962 гг. М. Ниренберг, Г. Маттен, С. Очоа и Ф. Крик расшифровали код наследственности и состав нуклеотидных триплетов для всех 20 аминокислот, входящих в состав белковых молекул. В 1961—1962 гг. французские микробиологи-генетики Ф. Жакоб и Ж. Моно разработали стройную общую теорию регуляции белкового синтеза и на ее основе предложили принципиальную схему механизма генетического контроля синтеза ферментов. В 1969 г. Г. Хорана осуществил синтез гена клетки дрожжевого гриба, а ученый Гарвардской медицинской школы в США Д. Бэквитс с сотрудниками выделили в чистом виде ген бета-галактозидазы из кишечной палочки. Важным событием стало открытие в 1970 г. учеными Висконсинского университета (США) фермента обратная транскриптаза, способного катализировать синтез ДНК на матрице РНК.

Развитие современной генетики характеризуется проникновением молекулярных принципов исследований во все области учения о наследственности. Широкое развитие получили исследования по таким проблемам, как искусственный синтез гена вне организма, продленный мутагенез и молекулярная природа мутаций, гибридизация соматических клеток, получение гаплоидных растений при культивировании пыльников, механизмы регуляции активности генов и действие генов в процессах индивидуального развития, молекулярные основы рекомбинаций, репараций (восстановления)



Николай Иванович Вавилов (1887—1943).

первичных повреждений генетического материала, геновая инженерия, искусственный синтез нуклеиновых кислот и белков и др.

В 1974 г. ЦК КПСС и Совет Министров СССР приняли постановление «О мерах по ускорению развития молекулярной биологии и молекулярной генетики и использованию их достижений в народном хозяйстве». В принятом постановлении отмечалось, что одна из важнейших задач советской науки на современном этапе — достижение в кратчайшие сроки передового уровня развития молекулярной биологии, молекулярной генетики и других областей естествознания, непосредственно связанных с изучением физико-химических основ жизненных явлений. Это постановление успешно выполняется.

Генетика является теоретической основой селекции. Все современные методы селекции опираются на использование генетических принципов. Положения генетики о дискретной природе наследственности, учение о мутационной и модификационной изменчивости, установление закономерностей расщепления признаков, понятия доминантности и рецессивности, гомо- и гетерозиготности и другие составляют основу селекционной работы в настоящее время.

Уже в первый период своего развития генетика внесла важный вклад в теорию селекции. Выдающееся значение для разработки генетических методов селекции растений имели работы Н. И. Вавилова и И. В. Мичурина.

Н. И. Вавилов открыл закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, создал учение о мировых центрах происхождения культурных растений и заложил генетико-селекционные основы учения об иммунитете растений к болезням и вредителям.

И. В. Мичурин первым среди биологов выдвинул положение о возможности управления процессом создания форм и сортов с нужными человеку признаками и свойствами. Обосновав теоретически это положение, он вывел большое количество сортов плодово-ягодных растений. И. В. Мичурин разработал теорию отдаленной гибридизации и учение об управлении доминированием для формирования признаков и свойств многолетних растений в процессе онтогенеза.

Все успехи селекции связаны с использованием классических методов генетики и положений эволюционного учения Ч. Дарвина.

Генетика обосновала применение методов индивидуального отбора и разработала теорию скрещиваний. Все большее значение в селекции приобретают цитогенетические методы, дающие новые возможности для генетического анализа естественных полиплоидов. Применением методов моносомного, трисомного анализов и замещения хромосом удается выяснить генетический эффект отдельных хромосом, взаимодействия генов и их дозовые эффекты.

Благодаря использованию генетических закономерностей выдающихся результатов добились селекционеры А. П. Шехурдин, П. П. Лукьяненко, В. С. Пустовойт, сорта которых вошли в золотой фонд советской и мировой селекции. На базе разработанных генетиками методов гибридизации и отбора выведены современные сорта сельскохозяйственных растений.

Дальнейшее развитие генетики привело к разработке принципиально новых методов создания исходного материала и приемов управления наследственностью. Среди них наибольшее значение приобрели: генетически управляемый гетерозис, использование цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), экспериментальная полиплоидия и получение искусственных мутаций под влиянием радиации и химических веществ.

На основе использования гетерозиса в СССР, США и ряде других стран организовано производство гибридных семян кукурузы, благодаря чему коренным образом изменились все приемы селекции и семеноводства этой культуры. Межлинейные гетерозисные гибриды кукурузы превышают по урожайности лучшие сорта на 25—30% и являются самой высокопродуктивной зерновой культурой земного шара.

Очень высокий эффект гетерозиса оказался у гибридов сорго, подсолнечника и ряда других культур. У многих овощных растений (лук, томат, капуста и др.) гетерозисные гибриды заменяют обычные сорта.

Открытие ЦМС и генов-восстановителей фертильности имело огромное значение для всей проблемы гетерозиса в селекции растений. Создались возможности получения гибридных семян у таких культур, у которых раньше оно было невозможно. На этой основе возникла проблема создания гибридной пшеницы — основной продовольственной культуры населения земного шара.



Иван Владимирович Мичурин (1855—1935).

Использование гетерозиса оказалось эффективным у многих лесных пород, что очень важно для повышения продуктивности лесов — одной из производительных сил природы.

Важная задача генетики — разработка приемов закрепления гетерозиса. Успешное решение этой проблемы коренным образом изменило бы практическое его использование в растениеводстве и дало бы огромный экономический эффект.

В сельскохозяйственном производстве многих стран используют экспериментально полученные полиплоиды сахарной свеклы, ржи, люцерны, клевера, арбуза, мяты, турнепса, яблони, груши, шелковицы и многих других культур. Наибольшее практическое значение имеют триплоидные гибриды сахарной свеклы, превышающие обычные диплоидные сорта этой культуры по сбору сахара на 10—20%.

В ряде европейских стран все или почти все площади сахарной свеклы засевают семенами таких гибридов. В Советском Союзе районировано и проходит государственное сортоиспытание большое число триплоидных гибридов этой культуры.

Путем использования полиплоидии совместно с отдаленной гибридизацией создан первый искусственный вид хлебного злака *Triticale*. Многие 56- и 42-хромосомные формы этого растения, отличающиеся большой зимостойкостью, высоким содержанием белка в зерне и групповым иммунитетом к наиболее опасным заболеваниям, представляют исключительно большую ценность для селекции.

Сочетание отдаленной гибридизации с полиплоидией дало возможность восстановить в эксперименте процесс видообразования некоторых культурных растений, в частности мягкой пшеницы, что создало реальные предпосылки для получения новой синтетической мягкой пшеницы, лучшей, чем природная.

Новый метод создания исходного материала в селекции растений — использование искусственного мутагенеза. Особенно широкий размах работы по экспериментальному мутагенезу в селекции растений приобрели в последние годы. Получены сотни хозяйственно-полезных форм у различных культур — неполегающие, морозостойкие, скороспелые, устойчивые к различным заболеваниям, с повышенным содержанием белка; лизиновые и триптофановые мутанты кукурузы; ценные карликовые мутантные формы пшеницы и кукурузы и т. д. На основе экспериментального мутагенеза получены и внедрены в производство в различных странах более 300 сортов сельскохозяйственных культур и несколько сортов декоративных растений. В нашей стране районированы первые мутантные сорта пшеницы, ячменя, безалкалоидного люпина, хлопчатника, фасоли. В государственном сортоиспытании находится большое число мутантных сортов различных сельскохозяйственных культур.

Исключительно важные практические результаты получены по созданию мутантных штаммов микроорганизмов — продуцентов различных антибиотиков, витаминов и аминокислот.

Использование в селекции новых генетических методов будет в дальнейшем все больше расширяться. Но было бы неправильно противопоставлять их классическим методам селекции, основанным также на использовании генетических закономерностей.

Генетика — одна из ведущих наук современной биологии, она занимает в ней ключевые позиции. События в генетике последних лет, связанные с изучением коренных свойств живого, познанием сущности жизни, выдвинули эту науку на передний край всего естествознания. Для современного состояния генетики характерны, с одной стороны, влияние на нее принципов и методов исследований точных наук, а также все возрастающая связь ее с другими биологическими науками; с другой стороны, в самой генетике идет необычайно быстрый процесс дифференциации и превращения отдельных разделов и направлений исследований в самостоятельные науки.

Так, в короткий срок наряду с общей генетикой, генетикой животных и генетикой растений возникли: цитогенетика, генетика человека, медицинская генетика, космическая генетика, генетика популяций, эволюционная генетика, биохимическая генетика, генетика микроорганизмов, генетика вирусов, генетика соматических клеток, генетика фотосинтеза, экологическая генетика, математическая генетика, генетика поведения и т. д. Многие из этих разделов генетики в настоящее время, как это было продемонстрировано на XIV Международном генетическом конгрессе, состоявшемся в 1978 г. в Москве, развиваются особенно бурно.

Генетические закономерности лежат в основе всех биологических явлений, их познание и использование дают возможность управлять индивидуальным развитием и формообразованием, создавать высокопродуктивные породы животных, сорта растений и штаммы микроорганизмов, бороться с явлениями злокачественного роста, наследственными болезнями, с генетическими последствиями загрязнения окружающей среды, производить трансплантации тканей и пересадки органов и т. д.

Использование генетических методов в селекции важнейших сельскохозяйственных культур привело к созданию высокопродуктивных сортов и гибридов интенсивного типа, обеспечив резкое увеличение производства пищевых продуктов в ряде стран, и получило название «зеленая революция». Большое значение теперь приобретает развитие исследований по частной генетике основных сельскохозяйственных культур для выяснения характера наследования хозяйственно-ценных признаков, определяющих высокую продуктивность, качество продукции, устойчивость к болезням и неблагоприятным внешним условиям.

В разработанной в соответствии с решениями XXVI съезда КПСС и одобренной майским (1982 г.) Пленумом ЦК КПСС Продовольственной программе СССР на период до 1990 года поставлена задача создать и внедрить в производство высокоурожайные сорта, устойчивые к неблагоприятным факторам среды, с вы-

соким качеством зерна, невосприимчивые к болезням и вредителям. В решении этой задачи важнейшая роль принадлежит генетическим методам селекции растений, развитию исследований по культуре клеток и тканей, генной инженерии, электрофорезу и другим методам молекулярной биологии и генетики.

Работу по разным разделам генетики и генетическим основам селекции в нашей стране ведут более 230 научно-исследовательских институтов и кафедр высших учебных заведений. Наиболее крупные центры генетических исследований: Институт общей генетики Академии наук СССР, Институт биологии развития АН СССР, Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, Институт генетики и цитологии Академии наук Белорусской ССР, Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова (ВИР), Всесоюзный селекционно-генетический институт в г. Одессе и др.