

Ф. Айала, Д. Кайгер

Современная генетика

Том 1

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 611
ББК 52.5
Ф11

Ф11 **Ф. Айала**
Современная генетика: Том 1 / Ф. Айала, Д. Кайгер – М.: Книга по Требованию, 2023. – 296 с.

ISBN 978-5-458-37353-1

В первом томе описаны хромосомные основы наследственности, закономерности передачи наследственной информации, структура генома про- и эукариот, приводятся сведения о методах работы с ДНК. Учебное издание по генетике, написанное известными американскими учеными на уровне современных знаний. Предназначена для генетиков, молекулярных биологов, эволюционистов, а также для студентов биологических и медицинских вузов.

ISBN 978-5-458-37353-1

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

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 первоизданном 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.

Нашим учителям

Предисловие

Генетика – наука быстро развивающаяся. Этими словами начиналось предисловие к первому изданию «Современной генетики».

Справедливость этих слов, а также ценные замечания многих преподавателей, пользующихся первым изданием нашей книги, потребовали значительных дополнений и уточнений всего лишь через четыре года после ее появления.

«Современная генетика» может служить основным учебником при преподавании общей генетики. Предполагается, что студенты уже прослушали курсы общей биологии и химии. Тем не менее, некоторые важные темы (например, митоз и мейоз), с которыми студенты уже должны быть знакомы по этим курсам, излагаются в нашем учебнике заново. Мы умышленно включили в текст больше материала, чем можно пройти за один семестр. Книга написана таким образом, что позволяет преподавателям выбирать материал по своему усмотрению.

Молекулярные основы наследственности остаются основной темой современной генетики и в этом исправленном и дополненном издании. Бурное развитие метода рекомбинантных ДНК за последние четыре года открывает в понимании молекулярных основ генетики человека и других высших организмов такие широкие перспективы, о которых раньше можно было только догадываться. Характерной особенностью «Современной генетики» остается также углубленное изложение популяционной и эволюционной генетики.

Как и в первом издании, при написании книги мы основывались на «комплементарности» областей нашей компетенции. Ф. Айала написал полностью или в основном первый вариант глав 1–3, 10, 18, 19, 21–26 и приложение I; Дж. Кайгер написал начерно главы 4–9 и 11–17. Глава 20 писалась совместно. Последовательность наших фамилий на обложке мы определяли, бросая монету.

Структура книги

Организация материала в этом издании осталась той же, что и в первом, хотя некоторые вопросы изложены по-другому, и добавлены совершенно новые главы, посвященные методу рекомбинантных ДНК, регуляции действия генов эукариот и генетике соматических клеток. «Современная генетика» состоит из трех частей: часть первая – «Организация и передача генетического материала», часть вторая – «Экспрессия генетического материала» и часть третья – «Эволюция генетического материала». Мы уверены, что такая последовательность изложения одновременно и логична, и удобна для преподавания. Она способствует пониманию студентами того, почему излагаются те или иные вопросы и какое место они занимают в процессе наследования в целом. Однако при этом текст предоставляет преподавателю максимальную свободу при составлении конкретной программы курса. Даже если последовательность, в которой излагается материал отдельных глав существенно изменить, это не приведет к появлению серьезных пробелов в знаниях. Мы, однако, считаем, что каждая глава сама по себе составляет логически единое целое и внутри отдельных глав материал лучше всего преподавать в той последовательности, в какой он изложен в книге.

Некоторые изменения в организации и изложении материала по сравнению с первым изданием начинаются уже в первой части. Раздел о составлении хромосомных карт у эукариот (глава 5) был переписан и расширен в соответствии с замечаниями преподавателей и наших собственных студентов. Новая глава 6 посвящена комплементационному анализу и изучению тонкой структуры гена как у прокариот, так и у эукариот. Глава, в первом издании шедшая под номером девять, (Репликация, репарация и рекомбинация ДНК) превратилась в главы 13 и 14, перенесенные во вторую часть, поскольку акцент смещен на функционирование генов, обеспечивающих процессы репликации и рекомбинации ДНК. Новая глава 9 «Методы работы с ДНК» завершает первую часть, поскольку вопросы конструирования рекомбинантных ДНК и анализа последовательности нуклеотидов в ДНК, строго говоря, относятся к теме «Организация и передача генетического материала». Главы 6 и 7 были дополнены новыми появившимися в последние годы данными и получили в этом издании номера 7 и 8 соответственно. Значительная часть материала, входившего ранее в главу 8, в этом издании помещена в главы 6 и 14.

Во второй части появилась совершенно новая глава 16, посвященная регуляции экспрессии генов эукариот. Она в основном содержит результаты успешных исследований рекомбинантных ДНК. Материал главы, носившей этот номер, обновлен и составляет главу 17 «Генетический анализ процессов развития». Новая глава 18 «Генетика соматических клеток» включает впечатляющие результаты исследований по картированию генома человека. Главы 11 и 12 обновлены с тем, чтобы отразить наше углубившееся понимание эволюции генетического кода и потоков информации в клетках; о главах 13 и 14 уже говорилось выше.

В третьей части мы расширили в главе 21 раздел о дупликациях, поскольку расшифровка нуклеотидных последовательностей ДНК углубляет наше понимание роли дупликаций в эволюции, и добавили раздел об эволюции хромосом человека. В главе 22 при обсуждении

генной изменчивости описана изменчивость криптических белков и нуклеотидной гетерогенности. В главе 25 по-новому изложен вопрос о неравновесии по сцеплению в соответствии с новыми данными, полученными на основе исследования длинных последовательностей ДНК. В главу 26 включены новые разделы о реконструкции филогений на основе анализа последовательностей ДНК, об эволюции генома посредством удлинения, слияния и дупликации генов и об интригующей проблеме горизонтального переноса генов между видами.

Особенности книги

Это издание, как и предыдущее, щедро иллюстрировано с тем, чтобы облегчить усвоение материала.

Освещение различных специальных вопросов выделено в отдельные дополнения. Большую часть дополнений можно пропускать без нарушения понимания основного текста. Они могут служить источником выборочного факультативного материала.

В конце каждой главы приводится список ключевых слов и понятий для того, чтобы облегчить подведение итогов.

Задачи в конце каждой главы составляют неотъемлемую часть книги, некоторые из них содержат дополнительные сведения, которые мы сочли вспомогательными или слишком подробными для того, чтобы включать их в основной текст. В соответствии с пожеланиями многих преподавателей и студентов мы, наряду с трудными задачами, включили в каждую главу легкие. Ответы на задачи с нечетными номерами приведены в приложении 2 в конце книги.

Студенты, еще не слушавшие курса статистики, найдут в приложении 1 описание понятий и методов, необходимых для понимания текста и решения задач.

В завершающих каждую главу списках литературы перечисляются основные источники, содержащие излагаемый в тексте материал; кроме того, ссылки на дополнительную литературу даются в подписях к рисункам и к таблицам.

Больше всего мы обязаны всем тем ученым, чьи блестящие достижения сделали генетику столь увлекательной наукой. Многим из них мы особенно благодарны за щедрость, проявленную в предоставлении нам неопубликованных фотографий, в разрешении репродуцировать иллюстрации и т. д. Отзывы специалистов, прочитавших рукопись первого издания, внушают нам уверенность в том, что материал изложен достаточно полно и разносторонне. Новый материал, вошедший во второе издание, тоже тщательно рецензировался. За недостатки книги, конечно, несем ответственность только мы, однако многочисленные рецензии позволили свести число недостатков к минимуму.

Мы благодарны Кристал Димодика и Кенди Миллер, перепечатавшим рукопись, и Лоррейн Барр, которая помогла вычитать гранки. Ценную помощь в подготовке этого издания оказали также д-р Хелен К. Зальц, Бони Грегори и Элизабет Харпер. Лизелотт Горман квалифицированно отредактировала рукопись; мы признательны также издательскому редактору Фреду Раабу за его помощь в подготовке первого издания. На наш взгляд, книга очень выиграла благодаря искусству Джорджа Клатта, выполнившего большинство иллюстраций. Мы ис-

кренне благодарны сотрудникам издательства Бенджамин-Каммингс, в особенности Джиму Бенке, Джейн Гиллен и Пат Валдо за проделанную ими большую работу. Сотрудничество с издательством—это всегда стимулирующее занятие, в нашем случае оно было также и приятным.

Дэвис, Калифорния
январь 1984

Франциско Айала
Джон Кайгер-младший

Первое и второе издание рецензировали:

Joan W. Bennett, Tulane University
Sarane T. Bowen, San Francisco State University
Alice J. Burton, St. Olaf College
M. Campion, University of Keele, United Kingdom
D.J. Cove, University of Leeds, United Kingdom
Rowland H. Davis, University of California, Irvine
Linda K. Dixon, University of Colorado, Denver
Robert Dottin, Johns Hopkins University
James Farmer, Brigham Young University
Irving Finger, Haverford College
A. T. Ganesan, Stanford University
Lawrence T. Grossman, University of Michigan
Gary N. Gussin, University of Iowa
Barbara A. Hamkalo University of California, Irvine
Philip Hartman, Johns Hopkins University
Eugene R. Katz, S. U. N. Y., Stony Brook
Gary Ketner, Johns Hopkins University
Yun-Tzu Kiang, University of New Hampshire
George Lefevre, California State University, Northridge
Joyce B. Maxwell, California State University, Northridge
John R. Merriam, University of California, Los Angeles
Virginia Merriam, Loyola Marymount University
Roger Milkman, University of Iowa
Jeffrey B. Mitton, University of Colorado
William H. Petri, Boston College
Raymond L. Rodriguez, University of California, Davis
J. A. Roper, University of Sheffield, United Kingdom
Frank A. Ruddle, Yale University
Henry E. Schaffer, North Carolina State University
Steven R. Seavey, Lewis and Clark College
Eli C. Siegel, Tufts University
Franklin W. Stahl, University of Oregon
John Stubbs, San Francisco State University
J. R. Warr, University of York, United Kingdom

Организация и передача генетического материала

Введение

Знаменитый генетик Феодосий Добржанский утверждал, что «все в биологии обретает смысл лишь в свете эволюционного учения». Можно сказать еще более определенно: любой факт в биологии становится понятным лишь в свете генетики. Генетика – это сердцевина биологической науки; лишь в рамках генетики разнообразие жизненных форм и процессов может быть осмыслено как единое целое.

Основы генетики заложены открытиями, которые были сделаны Грегором Менделем в 1866 году, однако оставались почти неизвестными до 1900 года. В первой половине XX века исследователи пришли к выводу, что гены играют основную роль в функционировании и эволюции высших организмов. Однако в полной мере важность этого открытия стала ясна лишь после того, как было установлено, что веществом, ответственным за наследственность у всех организмов, являются нуклеиновые кислоты. Открытие химической структуры ДНК позволило понять молекулярные основы наследственности и механизмы действия генов и их передачи – в форме молекул ДНК из поколения в поколение. Наследственная информация хранится в форме нуклеотидной последовательности ДНК; реализация наследственной информации основана на том, что нуклеотидная последовательность ДНК определяет последовательность аминокислот в белках. Единство всего живого прекрасно демонстрируется тем фактом, что код, связывающий последовательность нуклеотидов в ядре с последовательностью аминокислот, одинаков для всех организмов, будь то бактерии, растения, животные или человек.

На протяжении последних десяти лет генетики разработали методы, которые позволили им в лабораторных условиях воссоздать последовательные этапы эволюции организмов. Более того, эти методы позволяют ставить эксперименты, в природных условиях невозможные. Используя метод рекомбинантных ДНК, генетики научились трансплантировать гены от одних организмов другим, т.е. переносить генетический материал способом, никогда не встречавшимся в эволюции жизни на Земле. Новое знание и возможности использовать его для достижения новых целей имеют глубокие последствия для всей биологии. К «жизни, какой мы ее знаем» в малой, но существенной степени, добавляется «жизнь, которую мы умеем делать».

Цель этой книги – представить генетику таким образом, чтобы, с одной стороны, читатель мог оценить ее место в биологии в целом, а с другой – представить себе путь, которым мы пришли к современному состоянию наших знаний. Вещество наследственности, ДНК, можно рассматривать в трех основных аспектах: структура, функционирование, эволюция. В соответствии с этим книга состоит из трех частей. В первой части описываются природа и организация наследственного материала, а также законы, подчиняясь которым информация, хранящаяся в этом материале, передается из поколения в поколение. Во второй части объясняется, как унаследованная организмом генетическая информация определяет его развитие и функционирование. В третьей части обсуждаются происхождение генетической изменчивости и генетические основы биологической эволюции.

Во введении мы напомним некоторые сведения, которые уже должны быть известны читателю из курса общей биологии. Во-первых, мы вкратце рассмотрим различные типы организмов, а во-вторых, расскажем о митозе и мейозе – двух процессах, посредством которых делятся клетки эукариот.

Вирусы

Мельчайшие частицы, которые могут считаться живыми, – это вирусы. Некоторые из них известны тем, что выступают в качестве возбудителей таких болезней, как грипп, полиомиелит и менингит. Вирусы были открыты в конце XIX века, когда удалось показать, что некоторые болезни (например, мозаичная болезнь табака) могут передаваться размножающимися частицами, столь мелкими, что они проходят сквозь поры фильтров, задерживающих бактерии. Вирусы являются облигатными паразитами животных, растений или микроорганизмов, т.е. они не могут размножаться самостоятельно. Попав в клетку хозяина, они перестраивают ее обмен таким образом, что клетка начинает синтезировать новые необходимые вирусу вещества. И хотя вирусы могут кристаллизоваться и не могут осуществлять собственный метаболизм, их все-таки причисляют к живым организмам, поскольку они способны к размножению.

Вирусы различаются по структуре, форме и размерам (см. рис. 1.1). В 1935 году Венделл Стенли (1904–1971) обнаружил, что в состав вирусов входят нуклеиновые кислоты и белки, т.е. те же соединения, из которых в основном состоят хромосомы высших организмов. Некоторые вирусы (главным образом растительные) содержат рибонуклеиновую

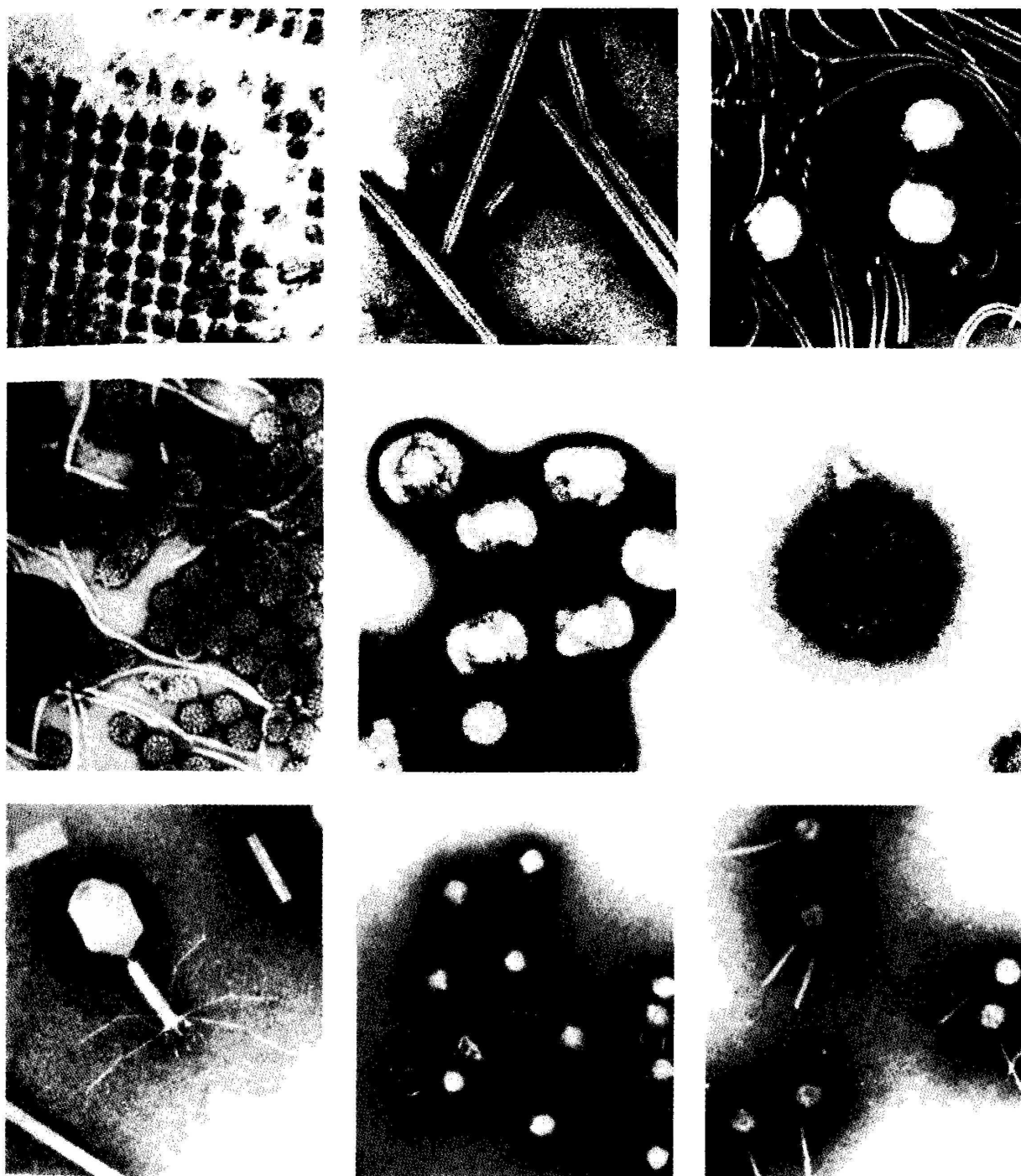


Рис. 1.1. Электронные микрофотографии различных вирусов. Верхний ряд: РНК-вирусы полиомиелита (увеличение $\times 115\,000$); табачной мозаики ($\times 145\,000$) и саркомы Рауса ($\times 55\,000$). Средний ряд: ДНК-вирусы папилломы кролика ($\times 65\,000$), оспы ($\times 40\,000$) и простого герпеса ($\times 140\,000$). Нижний ряд: ДНК-бактериофаги Т4 ($\times 110\,000$), Т7

($\times 65\,000$) и лямбда ($\times 65\,000$) (Prof. Robley C. Williams, University of California, Berkely and Prof. Harold W. Eisher, University of Rhode Island)¹.

¹ Здесь и далее в круглых скобках указаны фамилии тех, кто любезно предоставил свои фотографии. — Прим. ред.

Рис. 1.2. Морфология нескольких бактериофагов. Видны различия в сложности строения. Многие бактериофаги активно используются в генетических исследованиях.

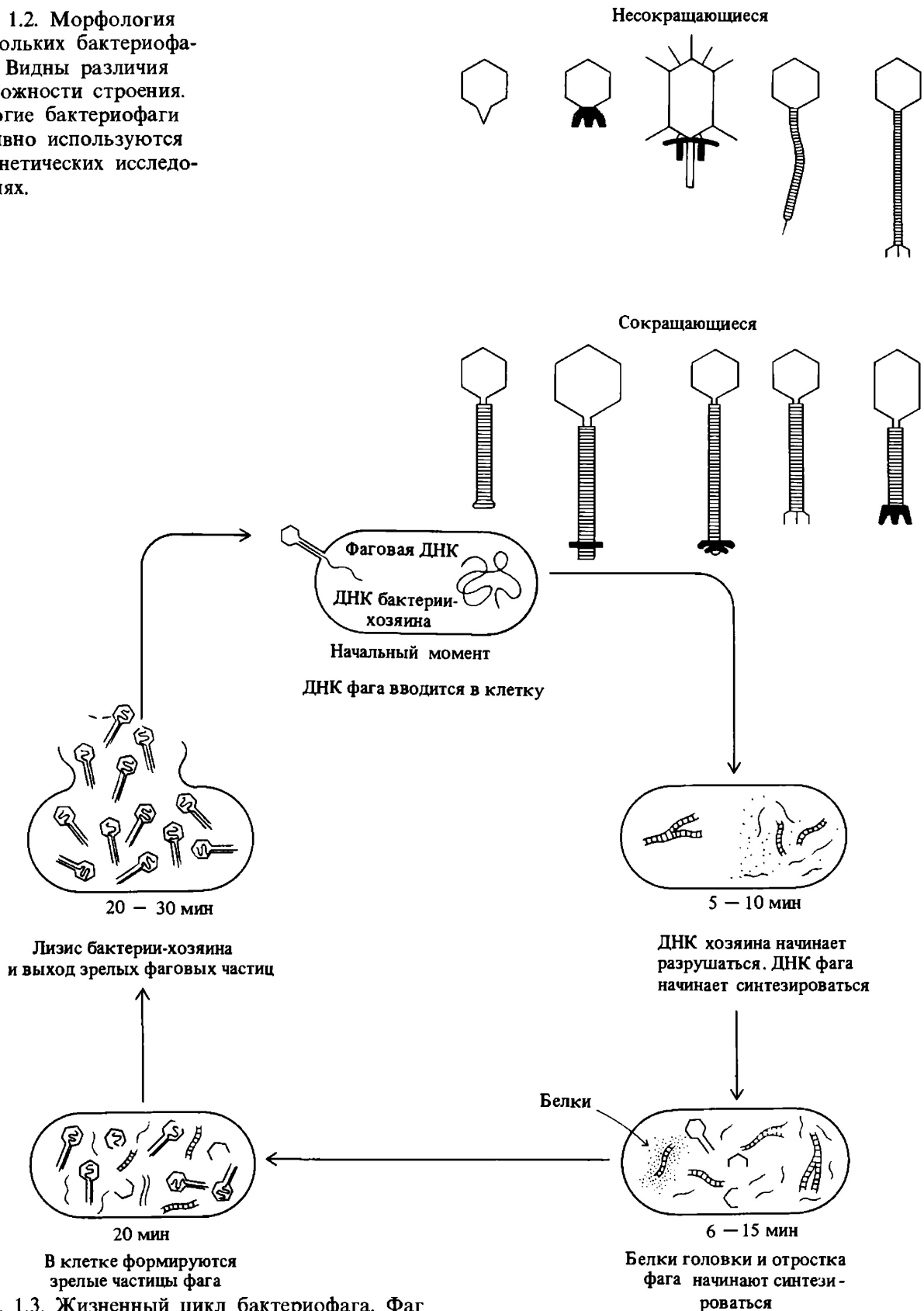


Рис. 1.3. Жизненный цикл бактериофага. Фаг прикрепляется к клеточной стенке бактерии и вводит в нее свою ДНК, которая перестраивает метаболизм клетки на синтез фа-

говой ДНК и белков. Далее происходит сборка новых фаговых частиц, которые высвобождаются при лизисе клетки.