

Ю. П. ЛАПТЕВ
ЗАНИМАТЕЛЬНАЯ
ГЕНЕТИКА





Ю. П. ЛАПТЕВ

**ЗАНИМАТЕЛЬНАЯ
ГЕНЕТИКА**



**МОСКВА
«КОЛОС»
1982**

ББК 40.0
Л24
УДК 63 : 575

Scan+DjVu: ALVaKo
09/03/2024

Рецензент: доктор сельскохозяйственных наук
Ю. Б. Коновалов

Лаптев Ю. П.

Л24 Занимательная генетика. — М.: Колос, 1982. —
127 с., ил.

О раскрытии тайн наследственности и достижениях современной молекулярной генетики, открывших новую эпоху в селекции растений и животных, расскажет эта книга. Читатель познакомится с законами передачи наследственных признаков, структурой генетического аппарата, генной инженерией.

Книга будет полезна всем, интересующимся успехами современной биологии и генетики.

Л $\frac{3802010000-117}{035(01)-82}$ 16—82.

ББК 40.0
631+636.03

© Издательство «Колос», 1982



НАУКА О СУЩНОСТИ ЖИЗНИ

Генетика — наука, объясняющая, почему ты похож на своего отца, если похож, и почему не похож на него, если так получилось.

Станислав Ежи Лец

В этом шуточном определении известного польского писателя-юмориста есть и вполне серьезная мысль: генетика — наука о наследственности. Наука сравнительно молодая, хотя на явления наследственности люди обратили внимание еще в глубокой древности. Сходство родителей с детьми изумляло первобытных охотников, а с тех пор, как человек занялся земледелием и животноводством, он столкнулся с загадками наследственности в животном и растительном мире. Загадоч-

ные явления привлекали мысль древних философов, которые старались дать им свои толкования.

Римский поэт и философ-материалист Тит Лукреций Кар (примерно 99—55 годы до нашей эры) в своей поэме «О природе вещей» писал:

Если в смешении семян случится, что женская сила
Верх над мужскою возьмет и ее одолеет внезапно,
С матерью схожих детей породит материнское семя,
Семя отцов — с отцом*.

Объяснение Лукреция Кара сходства детей с одним из родителей для нас звучит наивно, но вот что примечательно: Лукреций убежден в возможности какой-то степени физической идентичности ребенка или с отцом, или с матерью. У генетиков это явление получило название доминирования. Если из двух взаимно исключających друг друга признаков родителей у потомка проявляется один, то его именуют доминантным, или доминирующим. Ну, а если одному из родителей «не повезло» и его признаки не передались сыну или дочери, то такие «нереализованные» возможности (признаки) генетики называют рецессивными. Однако продолжим цитату из Лукреция:

А те, что походят, как видно,
И на отца и на мать и черты проявляют обоих,
Эти от плоти отца и от матери крови рождаются,
Если Венеры стрелой семена возбужденные в теле
Вместе столкнутся, одним обоюдным гонимые пылом,
И ни одно победить не сможет, ни быть побежденным.

Это как раз то, что современными генетиками названо «неполным доминированием», или «промежуточным наследованием», а основоположником генетики Грегором Менделем — «средними образованиями».

Поразительна та часть поэмы, где автор утверждает

* Здесь и далее отрывки взяты из книги: Лукреций. «О природе вещей». М., Изд. АН СССР, 1958.

еѐ возможность появления детей, похожих на своих отдаленных предков:

Может случиться, что дети порою бывают
С дедами схожи лицом и на прадедов часто походят.
Ибо нередко в своем собственном теле скрывают
Множество первоначал в смешении многообразном,
Из роду в род от отцов по наследству идущих;
Так производит детей жеребьевкой Венера, и предков
Волосы, голос, лицо возрождает она у потомков.
Ибо ведь это всегда из семян возникает известных,
Так же, как лица у нас и тела, да и все наши члены.
...Как женщин рождают способно отцовское семя,
Так материнская плоть — произвести и мужское потомство.
Ибо зависят всегда от двойкого семени дети...

К таким же выводам пришли творец эволюционной теории Чарлз Дарвин и Грегор Мендель.

Открытие наследственных факторов, которое в начале нашего века вызвало громоподобную сенсацию в ученом мире, оказывается, гениально предвосхитил античный философ почти за две тысячи лет до Менделя. А когда открываешь книгу пятую поэмы «О природе вещей», невольно спрашиваешь себя: «Уж не Дарвин ли это?»

Чтобы породы сковать, размножение их обеспечив,
Нужен, во-первых, им корм, а затем и пути, по которым
В тело могли б семена из расслабленных членов излиться;
А чтобы самки могли входить в сочетанье с самцами,
Им для взаимных утех подходящие надобны члены.
Много животных тогда поколений должно было сгинуть,
Коль размноженьем приплод не могли они выковать новый.
Те же, что, видишь, теперь живительным воздухом дышат,
С юности ранней всегда берегут и блюдут свое племя,
Или отвагой, или хитростью, или проворством.

Выживание более приспособленных и гибель менее приспособленных особей Дарвин назвал естественным отбором. Естественный отбор, по Дарвину, осуществляют факторы среды обитания, среди них корм, упомянутый и Лукрецием. Описанное в последней цитате не что иное, как теория полового отбора Ч. Дарвина (в

примитивной форме, конечно). Отбор более сильных приводит в ряду поколений, например, к большей активности, физической силе, большему росту, мощному развитию рогов у копытных, увеличению шпор у петухов и т. д.

Идея теории естественного отбора, открытая, доказанная огромным фактическим материалом и обоснованная Ч. Дарвином, возможно, подсказана поэмой «О природе вещей». Эту поэму любил еще дед Ч. Дарвина — Эразм Дарвин, врач, натуралист и поэт.

Несмотря на быстрое принятие общественностью, огромную популярность сочинения «Происхождение видов» (1859) и теории естественного отбора, Ч. Дарвин не был удовлетворен своей работой. До конца жизни его преследовали две не решенные им загадки природы.

Первая — почему дети не всегда похожи на своих родителей, хотя, казалось бы, должны быть «средними образованиями», раз у них от отца и матери все пополам?

Вторая — почему приспособление организмов достигает, казалось бы, невероятного, если учесть, что они «подогнаны» к среде и друг к другу за сравнительно короткий исторический срок от возникновения на планете живого и при медленном изменении в процессе эволюции.

Сознание незавершенности труда угнетало великого естествоиспытателя, поэтому так больно уколола его язвительная критика преподавателя инженерного дела в Шотландии Флеминга Дженкинса.

Дженкинс в своей статье рассуждал так: полезное изменение (признак), приобретенное одной особью, при скрещивании с другой, нормальной, у потомства окажется в ослабленной форме и в результате последующих скрещиваний будет нивелировано, то есть исчезнет. В подтверждение своего довода автор привел не лишенный оригинальности пример. Если белый чело-

век, потерпевший кораблекрушение, попадет на остров, населенный темнокожими, то лишь его дети и внуки сохранят относительно светлую кожу, а правнуки и потомки дальнейших поколений уже ничем не будут отличаться от туземцев. Иначе говоря, по Дженкинсу, любой случайный признак, приобретенный одной особью, у последующих поколений исчезнет. По его мнению, полезный признак может быть сохранен в популяции только в том случае, если он встречается у многих особей.

Дарвин не смог опровергнуть аргументы Дженкинса, которые сам же назвал «весьма убедительными». Затруднение Дарвина объясняется уровнем развития науки того времени. Натуралисты были убеждены, что после оплодотворения наследственные основы родителей сливаются в потомстве подобно двум смешиваемым растворам.

Между тем естествоиспытатель мог бы дать ответ Дженкинсу, если бы был знаком с работами чешского исследователя-любителя Грегора Менделя. Его опыты с горохом убедительно доказали, что признаки не сливаются в потомстве, а вновь и вновь проявляются «в чистом виде» даже через несколько поколений.

Опередившее свое время открытие Менделя, опубликованное в 1865 году, мало заинтересовало современников. Лишь много лет спустя (в 1900 году) трое исследователей — Гуго де Фриз (в Голландии), Карл Корренс (в Германии) и Эрих Чермак (в Австрии) — повторили опыты Менделя и доказали их достоверность. С этого времени началось бурное развитие генетики. Но слава к первооткрывателю пришла только после его смерти.

Судьба Менделя вообще-то печальна. Уже в шестнадцатилетнем возрасте Йоганну Менделю, только что окончившему шестой класс гимназии, пришлось заботиться о куске хлеба. От нищеты его спасло постриже-

ние в монахи Брюннского монастыря. Там он и сменил имя Иоганн на Грегор. Новое поприще не принесло Иоганну-Грегору ни славы, ни богатства. Уже через год стало ясно, что он мало пригоден к роли каноника, и его рекомендовали учителем гимназии в Цнайме. Но Мендель опять терпит фиаско: проваливает заочный испытательный экзамен по геологии на право преподавания, а потом и очный экзамен по зоологии. Искренне жалея незадачливого молодого человека, прелат монастыря посылает его на учебу в Венский университет. К периоду учебы относятся две первые публикации Менделя в Трудах Зоолого-ботанического общества. Одна из них посвящена исследованию редиса, другая гороха — двум культурам, к которым Грегор питал слабость.

Летом 1853 года Мендель занимает место помощника учителя по физике и природоведению в Брюннском реальном училище, где его далеко не изящные крестьянская внешность и речь, любовь к удручающе широким сюртукам и высоким смазанным дегтем сапогам не вызвали особого почтения у учащихся. Через три года Мендель предпринимает новую попытку сдать экзамены на звание учителя, но она опять оказывается неудачной. Жизненные невзгоды, казалось, мало трогали Грегора. Равнодушный к своей судьбе, он был целиком поглощен исследованиями, которые привели его впоследствии к величайшему открытию.

Живя в Брюнне, Мендель увлекся изучением растений в окрестностях города; и монастырские мыши не избежали его внимания: он даже разводит их у себя дома. С 1854 по 1863 год основным «хобби» Грегора становятся опыты с горохом — растением, верой и правдой послужившим генетике, ее формированию как науки. Результаты исследований Мендель опубликовал в двух сообщениях, сделанных в 1865 г. в городском Обществе естествоиспытателей, и в статье, помещенной за неимением более интересных, с точки зрения изда-

телей, материалов в Трудах Общества в 1866 г. На эти публикации никто из современников не обратил никакого внимания.

По совету Карла Вильгельма Негели (1817—1891), известного немецкого биолога, Мендель перепроверяет свои результаты на новом объекте — многолетнем травянистом растении ястребинке и терпит крах: ястребинка не подчинилась открытым им «гороховым законам». Секрет неудачи крылся в том, что ястребинка не всегда скрещивается, часто «предпочитая» размножаться девственно без всякого участия мужского начала — пыльца опылителя или своей собственной. О существовании такого парадокса в мире растений никто не подозревал. Некоторым утешением удрученному результатам исследования Менделю послужило лишь его избрание в 1868 году настоятелем монастыря.

Но это было и началом его конца как естествоиспытателя. Вскоре Мендель оставляет свои опыты. Здоровье его ухудшается, он слепнет. 6 января 1884 года естествоиспытатель умирает. Его записки и рукописи сжигают по распоряжению нового настоятеля монастыря, не подозревавшего, что через 16 лет имя Грегора Менделя будет на устах всего просвещенного человечества.

Открытие основных законов генетики не профессиональным исследователем, а любителем было предопределено особенностями характера Менделя — его наблюдательностью, склонностью к математическим вычислениям, редкостным терпением, не свойственным большинству людей, своеобразным складом острого пытливого ума, а также удачным выбором объекта для опытов и хорошо продуманными методами работы.

В своих экспериментах Мендель старался выдерживать четыре основных правила: 1) выбор растений с четко выраженными взаимоисключающими друг друга (альтернативными) признаками; 2) непременная защита гороха в период цветения от попадания чужеродной пыльца, или строгое самоопыление; 3) изучение

растений, не имеющих каких-либо нарушений в плодovitости; 4) отбор в качестве родительских форм «чистого» материала с постоянными признаками в ряде поколений. Наблюдения Мендель вел за каждым растением очередного поколения. Методика включала также подсчет числа растений с определенным признаком в потомстве любого варианта скрещивания.

Всего Менделем в опытах с гибридами гороха прослежено наследование по семи взаимоисключающим парам признаков (семена желтые и зеленые, круглые и морщинистые; цветки пурпурные и белые; бобы зеленые и желтые и т. д.). Однако для упрощения эксперимента исследователь временно игнорировал все остальные пары признаков и на определенном этапе работы изучал только одну пару. Ныне такое скрещивание, при котором родительские формы различают лишь по одной паре признаков, называют моногибридными.

Уяснив характер наследования одной пары признаков, Мендель переходил к анализу уже двух пар признаков, например окраски цветков и высоты стебля, постепенно учитывая все большее количество признаков.

При исследовании передачи признака от поколения к поколению естествоиспытатель тщательно записывал родословные изучаемых растений и обозначал каждое из них номерами или особыми символами. Так, Менделем впервые была использована генетическая символика, оставшаяся на вооружении генетиков и в наше время. Во всех опытах применялось возвратное скрещивание (растение, служившее в одном варианте опыта материнской формой, в другом — применялось уже в качестве опылителя).

Семена первого гибридного поколения (сейчас его обозначают символом F_1) Мендель высевал на садовых грядках или в горшках. Выросшие гибридные растения F_1 каждой комбинации вновь скрещивал между

собой или предоставлял им возможность естественно самоопылиться. Исследователь выращивал по возможности большее число растений второго поколения (F_2) и строго учитывал особи, обладавшие любым из исследуемых контрастирующих признаков.

На основании этой экспериментальной работы Мендель подтвердил или выявил несколько принципов наследования, которые в истории генетики стали известными под названием законов, или правил, Менделя. Их формулировки принадлежат в основном комментаторам Менделя.

О первом законе доминирования, или, что более правильно, *единообразия гибридов первого поколения*, догадывался еще Лукреций Кар. Закон единообразия в 1859 году описал и Ч. Дарвин: «Гибридные растения, происшедшие от взаимного скрещивания, обыкновенно обладают весьма близким сходством между собой» («Происхождение видов». М., Сельхозгиз, 1952, с. 307). Сам Мендель, впрочем, не претендовал на приоритет в этом вопросе.

В опытах Менделя у гибридов первого поколения (F_1) из каждой пары альтернативных признаков развивался только один — доминирующий. Причем не имело значения, принадлежит ли доминирующий (доминантный) признак материнскому растению или растению-опылителю; выраженность признака у гибридов F_1 в обоих случаях была одинаковой. Так, в первом поколении доминировали желтые семена над зелеными, круглые над морщинистыми, зеленые бобы (в обиходе их называют стручками) над желтыми, пурпурные цветки над белыми, высокие стебли над низкими и т. д.

Мендель выделял растения с выраженным доминированием, но отмечал, что у гибридов первого поколения встречается и промежуточное наследование. «Средние образования» он наблюдал у межвидовых гибридов гравилата и льнянки, о чем сообщал в своих письмах к Негели.

По мере накопления знаний о наследственности растений возрастало и число известных случаев формирования гибридов с промежуточным характером проявления признаков. Современные биологи знакомы со многими примерами промежуточного наследования, при которых гибридное потомство в большей или меньшей степени напоминает того или другого родителя. Это явление получило название **неполного доминирования**.

Степени доминирования можно обнаружить по разным признакам у одной и той же особи. Ныне известно, что полная доминантность, равно как и полная рецессивность, являются крайними эффектами, между которыми существует постепенный переход от ясно выраженного доминирования к среднему состоянию и затем к полной рецессивности. Как при доминантном, так и при промежуточном наследовании признака *все особи первого поколения характеризуются одинаковым проявлением изучаемого признака* (это и есть современная формулировка закона единообразия).

Популяризация закона единообразия гибридов первого поколения имела важное значение для селекционеров, поскольку открыла им, что внешний вид особи не определяет ее наследственность и доминирование в той или иной степени прикрывает истинную наследственную основу организма.

После размножения семенами гибридов первого поколения Мендель получил второе поколение (F_2), в котором наряду с доминирующими признаками вновь появились также рецессивные и при этом приблизительно в отношении 3 : 1, так что в среднем из каждых четырех растений этого поколения три имели доминирующий и одно рецессивный признаки.

Мендель в некоторых случаях изучил также третье (F_3) и четвертое (F_4) поколения. Более всего исследователя поразило то обстоятельство, что формы с рецессивными признаками во втором и последующих поко-

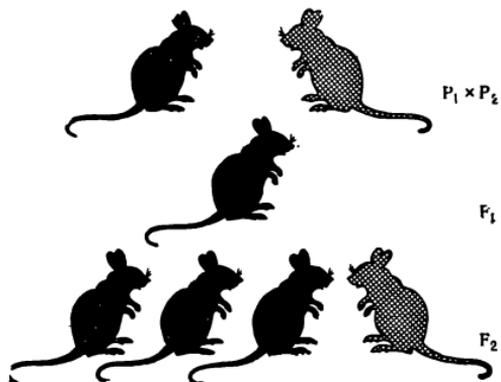
лениях не проявляли доминантности, в то время как растения с доминантным признаком продолжали разделяться (расщепляться) на особей с доминантными и рецессивными признаками в отношении 3:1, то есть подобно второму гибриднему поколению.

Отсюда Мендель сделал вывод, что из тех форм, которые во втором поколении обладали доминирующим признаком, две трети были гибридными по паре исследуемых альтернативных признаков, а одна треть растений с доминантным признаком — константной (то есть неизменной) и не расщеплялась в последующих поколениях.

Иначе говоря, отношение 3:1, которому следовало распределение растений с доминирующим и рецессивным признаками во втором гибридном поколении, можно было также записать как отношение $\overbrace{2:1}:1$ (доминантные в строке по правилам должны идти прежде рецессивных), где две части (половина всех подопытных растений) с доминирующим признаком являются гибридными по данной паре признаков (согласно терминологии современной генетики гетерозиготными), одна часть — константной гомозиготной по доминирующему признаку и одна часть — константной гомозиготной по рецессивному признаку. В итоге отношение растений с доминирующим признаком (2+1) к растениям с рецессивным признаком (1) дает известное менделевское отношение (2+1):1, или 3:1. Описанное Менделем явление де Фриз позднее назвал *законом расщепления гибридов во втором поколении*. Современные генетики формулируют его так: *гибриды первого поколения в случае гетерозиготности всегда дают расщепление в потомстве F₂, в котором вновь появляются особи с рецессивными признаками*.

Принцип расщепления — основной вклад Менделя в биологическую науку и краеугольный камень фундамента, на котором заложено современное здание науки генетики.

Менделевское расщепление 3:1 у мышей.

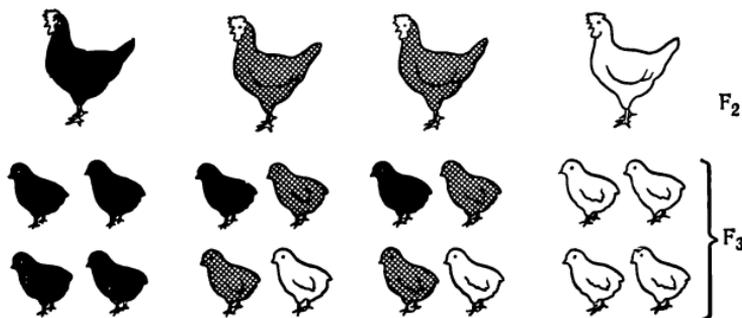
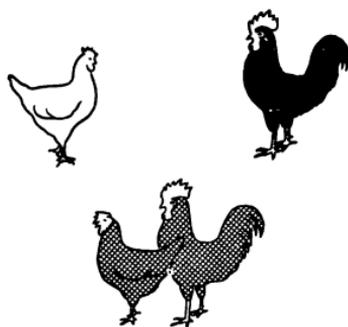


P₁ × P₂

F₁

F₂

F₃



Менделевское расщепление 1:2:1 у кур.

Мендель обозначил один из альтернативных доминирующих признаков прописной буквой «*A*», рецессивный — строчной буквой «*a*», гетерозиготную форму — сочетанием букв — «*Aa*». Пользуясь этими символами, выражение расщепления признаков (на самом деле не признаков, а их наследственных задатков) во втором поколении можно записать так:

$$AA + 2Aa + aa.$$

Число гетерозиготных форм (*Aa*) в связи с выщеплением гомозиготных (*AA* и *aa*) с каждым последующим поколением, получаемым от самоопыления, снижается относительно числа гомозиготных форм.

Для объяснения наблюдавшихся между гибридами отношений Мендель предложил гипотезу, согласно которой расщепление по признакам обусловлено расхождением по разным особям гибридов особых наследственных задатков (факторов), контролирующих появление признаков (впоследствии они были названы генами). Этого предположения оказалось достаточно для объяснения наблюдаемых отношений.

После скрещивания растений, предположим, гомозиготных по альтернативным факторам *A* и *a*, гибрид первого поколения объединит в гетерозиготе оба фактора (*Aa*). Половые клетки гибрида первого поколения получают в среднем в одинаковом числе факторы *A* и *a*, которые в результате случайного сочетания гамет (половых клеток) дадут во втором поколении (F_2) четыре примерно равных группы растений со следующими комбинациями факторов: *AA*, *Aa*, *aA* и *aa*. Если фактор *A* обуславливает появление доминантного признака желтых семян, а фактор *a* — рецессивного признака зеленых семян, то в потомстве у формы с двумя доминантными факторами *AA* будут желтые семена, и этот признак не расщепится в последующих поколениях. Формы с комбинацией факторов *Aa* и *aA* также будут обладать желтыми семенами, но эти формы при

пересеве семян в следующих поколениях выщепят растения с зелеными семенами. Наконец, формы с комбинацией факторов aa будут иметь только зеленые семена, и эта особенность сохранится и в дальнейших поколениях. В итоге отношение общего числа доминантных форм к рецессивным составит 3 : 1.

Для объяснения полученных данных Мендель, как нам уже известно, предположил, что гибриды образуют два рода половых клеток (вспомним Лукреция: «...от двойного семени дети ...»): одни содержат фактор A , другие — фактор a . Желая проверить предположение о том, что у гибридов первого поколения фактор рецессивного признака не исчезает, естествоиспытатель провел скрещивания, которые позднее получили название анализирующих. Гибрид первого поколения Aa скрещивался с исходной гомозиготной по рецессивному признаку родительской формой aa .

Гетерозиготный гибрид F_1 (Aa) образует половые гаметы с фактором A и фактором a . Гомозиготная по фактору a родительская форма формирует гаметы только одного типа — с фактором a . При оплодотворении рецессивной формы любая женская половая клетка с фактором a имеет равные возможности соединиться с мужской половой клеткой, несущей как фактор A , так и фактор a . Такой вариант скрещивания можно изобразить схематически:

		Мужские гаметы	
		A	a
Женские гаметы	a	Aa	aa
	a	Aa	aa

Судя по представленной решетке, здесь возможны лишь две комбинации, а именно: $2Aa$ и $2aa$. Отношение доминантов к рецессивным формам составит 1 : 1. Иначе говоря, встреча гамет гибрида Aa с гаметами роди-

тельской формы aa должна дать две категории зигот — Aa и aa , причем примерно в равном количестве особей.

Если доминантный фактор A обуславливает признак желтых семян, а рецессивный фактор a — зеленых, то в потомстве от скрещивания $Aa \times aa$ (или $aa \times Aa$) при достаточно большом количестве анализируемых растений наиболее вероятно появление одной половины особей с желтыми семенами, а другой — с зелеными.

Этот метод возвратного анализирующего скрещивания, примененный Менделем, в современной генетике часто используется для проверки гомозиготности родительских форм по признакам, подчиняющимся менделевским принципам расщепления в потомстве. Метод «возвратный» потому, что гибрид F_1 (Aa) «возвратно» скрещивают по исследуемому признаку с родительской формой aa .

Для Менделя результаты выполненных анализирующих скрещиваний послужили подтверждением его гипотезы, что каждая гамета является носителем только одного фактора (из любой пары контрастирующих факторов). В генетической литературе эта гипотеза получила название *закона чистоты гамет у диплоидов*.

Диплоиды — это организмы, в каждой клетке которых (кроме половых) содержится два идентичных, или гомологичных, набора хромосом. К диплоидам относятся человек, почти все животные и подавляющая часть растений планеты. В половых клетках природных диплоидов двух гомологичных хромосом не найти; здесь у каждой клетки свое индивидуальное и неповторимое «лицо».

Таким образом, в гетерозиготном организме два альтернативных наследственных фактора существуют совместно, не смешиваясь и не растворяясь друг в друге, а при образовании гамет оказываются каждый в отдельной гамете. При оплодотворении различные типы гамет соединяются в зиготу случайно.

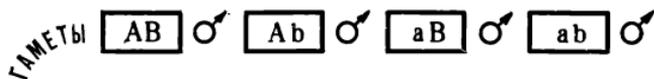
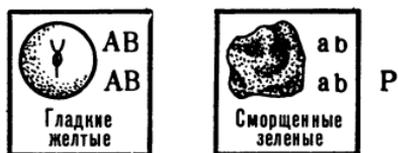
В обсуждавшихся выше опытах Мендель, отвлекаясь временно от других признаков, сосредоточивал внимание на распределении в потомстве гибридов одной пары альтернативных факторов. Но экспериментатор ставил перед собой еще одну задачу — исследовать, сохраняется ли найденная им закономерность развития каждой пары альтернативных признаков в гибридах и в случае объединения при оплодотворении нескольких факторов.

Изучение скрещивания растений, имеющих семена гладкие (A), желтые (B) и морщинистые (a), зеленые (b), привело Менделя к открытию закона независимого расщепления и случайного комбинирования признаков (напоминаю, на самом деле их задатков). Этот закон гласит: *поведение в гибридном соединении каждой пары различающихся признаков независимо от других различий у обоих исходных растений.*

Мендель обнаружил, что все гибридные растения первого поколения завязали только гладкие и желтые семена (доминантные признаки). Однако исследователь фиксирует появление в следующем поколении не только отобранных для опыта растений с гладкими желтыми семенами и растений с морщинистыми зелеными семенами, но и особей с двумя новыми сочетаниями признаков, а именно: с гладкими зелеными и морщинистыми желтыми семенами. Причем число растений, относящихся к каждому из четырех комбинационных классов, находилось в определенном численном соотношении:

с гладкими желтыми семенами	9
с гладкими зелеными	3
с морщинистыми желтыми	3
с морщинистыми зелеными	1

Иначе говоря, при достаточно большом количестве анализируемых растений наиболее вероятно появление в F_2 соотношения рассматриваемых типов растений —



AB +O	 AB AB Гладкие желтые 	 Ab AB Гладкие желтые 	 aB AB Гладкие желтые 	 ab AB Гладкие желтые 	
Ab +O	 AB Ab Гладкие желтые 	 Ab Ab Гладкие зеленые 	 aB Ab Гладкие желтые 	 ab Ab Гладкие зеленые 	
aB +O	 AB aB Гладкие желтые 	 Ab aB Гладкие желтые 	 aB aB Сморщенные желтые 	 ab aB Сморщенные желтые 	
ab +O	 AB ab Гладкие желтые 	 Ab ab Гладкие зеленые 	 aB ab Сморщенные желтые 	 ab ab Сморщенные зеленые 	F ₂

Расщепление у гороха по двум альтернативным признакам.

9:3:3:1. Читатель может сам убедиться в справедливости ожидаемого расщепления, если построит решетку наподобие приведенной выше. По вертикали и горизонтали вне ее нужно распределить возможные типы гамет скрещиваемых (или самоопыляемых) растений: AB , Ab , aB , ab , а в клетках решетки расставить их сочетания в зиготе. Важная особенность доминирования заключается в том, что две внешне одинаковые особи в принципе могут иметь разную генетическую конструкцию. Так, у гетерозиготного организма Aa такое же внешнее выражение признака, обусловленного доминирующим фактором A , как и у доминантной гомозиготной особи AA . Обнаружить их различия можно, лишь изучив потомство Aa и AA от самоопыления или выполнив возвратные анализирующие скрещивания с родителем, несущим фактор в рецессивном гомозиготном состоянии.

В то же время потомство одного вида и одной генетической структуры при выращивании в неодинаковых условиях среды может резко различаться по внешнему выражению признаков. Так, у китайских примул есть формы, которые в зависимости от температуры окружающей среды цветут красными или белыми цветами.

Для обозначения «чисто» наследственных факторов науке о наследственности и изменчивости организмов необходимы были удобные термины.

В 1909 году датский биолог Вильгельм Иогансен ввел для обозначения менделевских факторов термин «ген» и дал ему следующее определение: «Ген — это просто короткое и удобное слово, которое легко сочетается с другими, и поэтому оно может быть полезным для обозначения имеющихся в гаметах «единичных факторов», «элементов» или «аллеломорфов», наличие которых показано современными исследованиями менделевских закономерностей».

Совокупность генов, определяющая генетическую конструкцию организма и, следовательно, его способ-

ность к развитию определенных признаков, была названа генотипом. Иногда (и это тоже допустимо) термин «генотип» применяют не ко всему комплексу генов, а только к известным генам или генам, интересующим исследователя.

В отличие от генотипа термином фенотип обозначают совокупность всех внешних признаков и свойств организма, обусловленных взаимодействием генотипа и среды. Индивидуальные временные фенотипические изменения организма, не наследуемые потомством, называют модификациями. Организм наследует только генотип и обусловленную им норму реакции на условия среды (норма реакции выражается в совокупности фенотипов, которые «планирует» генотип под влиянием разных условий среды).

Опыты Менделя показали, что гены, обуславливающие тот или иной признак, не растворяются и не разбавляются в потомстве. Знай об этом Дарвин, он спокойнее воспринял бы выпад Дженкинса, но теория отбора не объясняла «стремительную» эволюцию (философ сказал бы революцию) видов и возникновение новых видов, происходящее на памяти двух-трех поколений людей. Это сумел сделать голландец Гуго де Фриз (1848—1935), один из трех ученых, переоткрывших менделевские законы.

Де Фриз пришел к убеждению, что новые виды возникают не в результате постепенного накопления непрерывных мелких изменений, а благодаря скачкам, сразу превращающим один вид в другой. Такие наследуемые потомством изменения де Фриз назвал мутациями.

Тщательные поиски растения, которое бы обладало такими изменениями, долгое время были тщетны, пока де Фриз не обнаружил близ Амстердама дикорастущую энотеру — заносное американское растение с исключительным разнообразием форм. Уже через год после начала наблюдений де Фриз заметил появление



Энотера (в центре нормальное растение, слева и справа мутанты де Фриза).

двух не встреченных ранее форм, которые он описал как новые элементарные виды. Продолжая наблюдения примерно над 50 тысячами растений в течение семи лет исследователь отметил около 800 мутаций.

Де Фриз полагал, что эволюционное значение имеют только мутации. Наибольшие шансы на выживание в острой борьбе за место под солнцем, думал он, у тех организмов, которые отличаются незначительными, но многочисленными изменениями.

Объект исследования де Фриза, как выяснилось позже, был обычным естественным гибридом энотеры с расщепляющимися в потомстве признаками. Факт сам по себе интересный тем, что на основе ошибочных фактических данных де Фриз построил в принципе верную теорию мутагенеза, подтвержденную в дальнейшем другими биологами на более удачно выбранных объектах исследования. К сожалению, де Фриз не придавал эволюционного значения гибридизации.

Таким образом, познакомившись с некоторыми этапами возникновения и начального периода развития генетики как науки, мы можем перейти от ее шуточного определения к строго научному. Вот оно. Генетика (от греч. *génesis* — происхождение) — наука о законах наследственности и наследственной изменчивости организмов, о путях и методах управления наследственностью для получения нужных человеку наследственно измененных форм организмов или управления их индивидуальным развитием.



ВИДЫ И ЭВОЛЮЦИЯ

И с каждым поколением все сильней
Становятся потомки в беге дней...

Эразм Дарвин. Храм природы

Генетика — одна из самых молодых биологических наук — получила широчайшие возможности для своего развития благодаря уже накопленным знаниям по биологии животных и растений. Огромную роль сыграла и теория Ч. Дарвина о происхождении видов путем естественного отбора в борьбе за жизнь.

Каковы же основные выводы дарвинизма с точки зрения генетика?

Первый: в изменчивости наследования природа организма имеет большее значение, чем условия среды, так как сходные изменения нередко возникают под

действием разных условий, а неодинаковые изменения могут быть вызваны влиянием сходных условий среды.

Второй: генеративная (половая) система более чувствительна к влиянию условий среды. Даже небольшие, с нашей точки зрения, изменения, например содержание диких животных в клетке или загоне, могут прекратить их воспроизводство.

Третий: наследственной изменчивости подвержены виды, размножающиеся не только половым путем, но и вегетативно (почками, порослью, прививкой, клубнями).

Четвертый: изменения одних частей тела или органов неминуемо сопряжены (коррелируют) с изменениями других.

Пятый: у домашних животных и культурных растений изменчивость достигает максимума.

Дарвин отметил (но не придал этому значения) возможность скачкообразного наследственного изменения.

Так, единственный случайно появившийся ягненок с укороченными ногами (выгодное человеку уродство — не перепрыгнет через изгородь) дал начало породе анконских овец с теми же полезными овцеводам отклонениями от природы.

Интересно, что автор «Происхождения видов» не признавал виды действительно существующими в природе подобно тому, как автор термина «ген» почти отказывал ему в праве быть сущим («Ген — просто короткое и удобное слово...» — *Йогансен*). Дарвин считал термин «вид» названием «произвольным, для удобства даваемым группе особей, близко сходных между собой», и полагал, что понятие это, по существу, не отличается от понятия «разновидность», которым определяем формы, менее обособленные и более изменчивые. Так же и термин «разновидность» в сравнении с индивидуальными различиями употребляется совершенно произвольно и только для удобства.

Вообще к пониманию категории вида живых организмов человечество шло очень долгим и трудным путем. Выражая взгляды своих современников, римский писатель и агроном Колумелла (I век нашей эры) считал, что «из одного состояния все переходит в другое», но имел при этом в виду и возможность возвращения к уже существовавшему ранее и давно известному. Он полагал, что мягкая и твердая пшеницы перерождаются в полбу, а репа в брюкву, и наоборот. Почти до начала XX века такого же мнения придерживались и русские крестьяне, искренне верившие, что на их полях рожь перерождается в костер. Даже в научных кругах можно было услышать утверждение, что из овса возникает овсюг, а в кукушку превращаются любые виды птиц, в гнезде которых неожиданно обнаруживали кукушонка.

С развитием генетики очертания реального вида вырисовываются более четко. Как известно, в диалектическом единстве формы и содержания последнее является определяющим. Содержание же вида — единство генетического строения популяции, составляющей вид. Внешне оно проявляется в фенотипическом сходстве, свободной скрещиваемости (способности давать плодовитое потомство), физиологической или географической изоляции от других групп организмов. Наследственная информация — именно то, что качественно отличает виды и составляет их содержание.

Трудно сказать, возникла ли жизнь одновременно с наследственностью, но одно не вызывает сомнений: с появлением наследственности на земном шаре появились виды.

С учетом известных науке формулировок определение вида высших растений и животных может быть таким: вид — качественно обособленное на данном этапе эволюционного процесса сложное подвижное сообщество особей, характеризующееся единством происхождения, общностью генетической конструкции, на-

следственной устойчивостью и плодovitостью потомства.

Одним из наиболее убедительных доказательств эволюции животного и растительного мира служит наличие у организмов сходных по строению и общим по происхождению признаков и свойств (кстати, генетики и свойства именуют «признаками»). Идею о параллелизме в изменчивости у связанных общим предком видов Дарвин сформулировал в «Происхождении видов»: «...члены одного и того же класса независимо от их образа жизни сходны между собой по общему плану организации. Это сходство часто выражается термином «единство плана» или словами, что некоторые части и органы у различных видов одного и того же класса гомологичны».

В качестве примера гомологии (структурной идентичности и подобия) Дарвин приводит факт удивительного сходства признаков и свойств зародышей млекопитающих, птиц, пресмыкающихся на самых ранних стадиях развития.

Изучение связанной наследственной изменчивости у различных систематических групп растений, обусловленной сохранением старого генетического состояния в новом, позволило выдающемуся советскому ученому академику Н. И. Вавилову на основании собранных фактов сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Особенно важно то, что Н. И. Вавилов подчеркнул приложимость закона гомологических рядов к генотипам; это открыло широкие перспективы для построения стройной системы существующих видов. Именно в этом направлении ныне ведутся поисковые работы генетиков и систематиков многих стран.

У растений и животных в пределах семейств, родов, видов гомология прослеживается по основным генетическим системам — блокам генов, хромосомам, характеру деления клетки, оплодотворению, составу белков

и т. д. Чем ближе родство растений или животных, тем больше у них одинаковых генов и больше сходство. Более близкие уже скрещиваются и дают потомство.

Пользуясь генетическими методами, современные ученые-эволюционисты исследуют изменения генетического состава популяций (сообществ животных или растений одного вида). Популяция — главная элементарная единица, подвергающаяся эволюционным изменениям. Эволюционирует не особь в одиночку, а совокупность особей, составляющих вид. Неприспособленное к новым условиям отбрасывается отбором.

Нельзя не отметить, что на ранних стадиях становления жизни внешней среде, несомненно, принадлежала более почетная роль, чем на современных высоких ступенях эволюции, где ее влияние ограничено.



ЗАГАДКИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Мы любим только то, чему названия нет.
Что, как полунаек, загадочностью мучит:
Отлеты журавлей, в природе ряд примет
Того, что прозреть неведомое учит.

В. Клюев

История сохранила для нас немало курьезных случаев, так или иначе связанных с величайшими научными открытиями.

Вспомним хотя бы известные со школьных лет анекдотические ситуации, которые «помогли» Архимеду и Ньютону сформулировать важнейшие физические законы. (В скобках заметим, что такая «подсказка» может вызвать творческое озарение лишь у исключительно одаренных, талантливых людей.) Вот и англий-

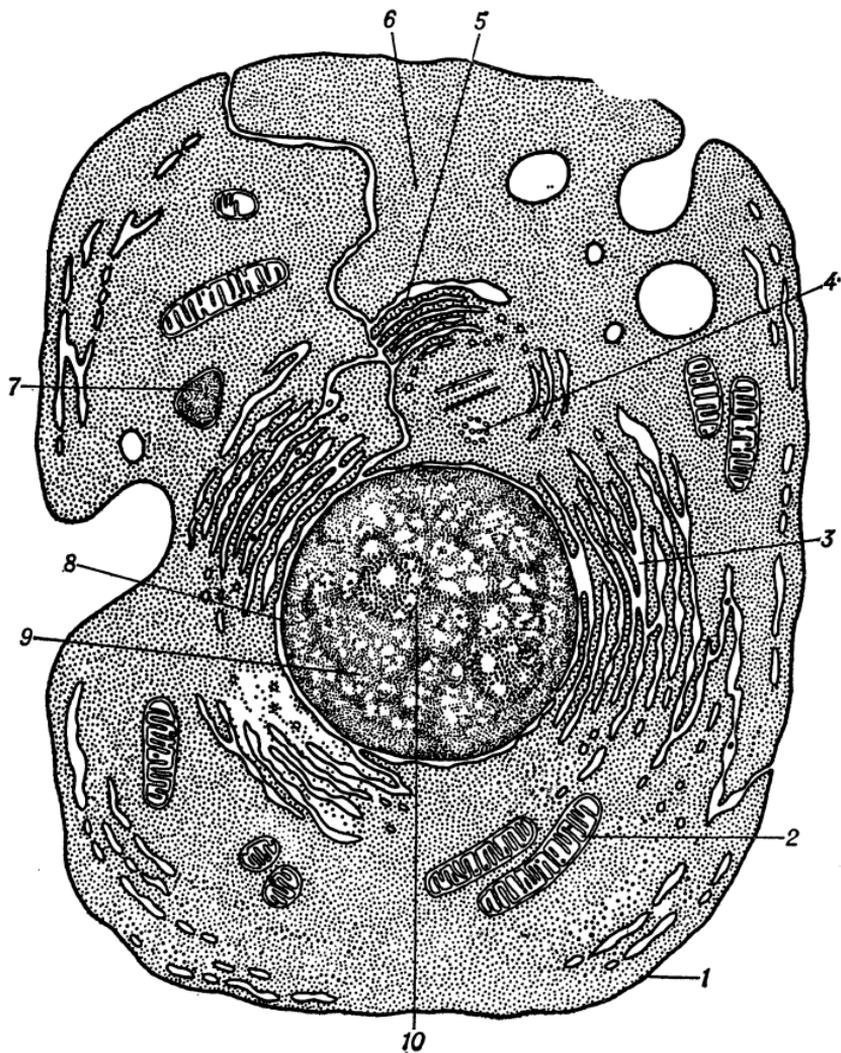
ский физик Роберт Гук (1635—1703) мог бы, видимо, в шутку сказать, что мировую известность ему принесла пробка от винной бутылки. А произошло это так. Увлекаясь оптикой, ученый сконструировал микроскоп, увеличивающий в 100 раз, и рассматривал под ним разные предметы, в том числе и срез бутылочной пробки. Гук увидел сухие стенки одиночных сомкнутых одна с другой камер, напоминавших ему клетки подземелий для заключенных под мрачными бастиями средневековых замков. Может быть, поэтому увиденные структуры он и назвал клетками. Впервые Гук указал и на клеточное строение растений.

С появлением более совершенных микроскопов естествоиспытатели взялись за исследование тканей растений и животных и обнаружили, что клеточное строение присуще самым различным формам живого. Позднее узнали о существовании вирусов — организмов, не имеющих клеточного строения.

В наши дни многочисленные исследования биологов посвящены изучению мельчайших целостных структур — клетке и вирусам. Ученые подозревают, что, образно говоря, именно здесь лежит золотой ключик, открывающей дверь к решению сложнейших биологических загадок.

По мере совершенствования конструкции микроскопа биологи обнаруживали все новые и новые клеточные образования. Была установлена исключительная роль размещенных в ядре клетки хромосом как носителей наследственности. Немецкий зоолог Август Вейсман (1834—1914) разработал гипотезу наследственности, в которой справедливо утверждал, что хромосомы содержат наследственные задатки.

Ныне известно, что ядро клетки заполнено прозрачным ядерным соком — кариолимфой, в которой находятся ядрышки и хроматин — вещество, из которого состоят хромосомы. Хроматин включает дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК) и белки-гис-



Строение клетки:

1 — оболочка; 2 — митохондрии; 3 — эндоплазматический ретикулум; 4 — центросомы; 5 — аппарат Гольджи; 6 — цитоплазма; 7 — лизосомы; 8 — оболочка ядра; 9 — ядро; 10 — ядрышко,

тоны, а также незначительное количество рибонуклеиновой кислоты (РНК). В неделящейся клетке хроматин представлен диффузной нежной сеткой — хроматиновой сетью, в делящейся — хромосомами (или хроматидами).

Хромосомы, как выяснилось, и содержат гены, контролирующие наследственность.

У простейших животных и растений ядро не всегда выражено как четко ограниченное тело. У многих жгутиковых и инфузорий ядро представлено гранулами хроматина, рассеянного в цитоплазме — содержимом клетки. У бактерий долгое время не удавалось установить никаких ядерных структур, и лишь при помощи электронного микроскопа были обнаружены нуклеотидные (ядро по латыни — нуклеус) тельца с характерными признаками ядра. Нуклеопротеиды — главные компоненты ядра — выявлены у вирусов.

Одна из самых характерных черт живого организма — способность к самовоспроизведению, то есть созданию существ, подобных себе. Этой способностью, помимо человека, животных и растений, наделены и одноклеточные простейшие существа.

Посмотрим на амёбу. Неторопливо и с достоинством передвигаясь по дну водоема, она неспешно обволакивает («заглатывает») мелких водных животных и различные органические остатки. Часть пищи необходима амёбе как источник энергии для движения, другая — для увеличения объема протоплазмы. Когда протоплазма достигнет определенного размера, амёба делится надвое. Две новые амёбы идентичны во всем, одинаковы у них и состав и число генов. Эти «равноправные» организмы образовались благодаря процессу клеточного деления, названному митозом.

Сущность митоза сводится к правильному распределению между дочерними ядрами хроматид (продольных половинок хромосом), возникших в результате их удвоения и передачи генов от одного клеточного поко-

ления к другому. Оба дочерних ядра, возникающих в результате митоза, идентичны.

Митоз состоит в основном из двух процессов — продольного расщепления хромосом и образования так называемого веретена — аппарата, обеспечивающего правильное распределение хромосом по обоим ядрам. Ядра клетки в митозе проходят несколько фаз: профазу (просматриваются под микроскопом тонкие двойной структуры нити, состоящие из двух параллельных хроматид, связанных центромерой — своего рода «узлом»), прометафазу (появляется «веретено», ядерная оболочка растворяется), метафазу (хромосомы перебираются на «экватор», если рассматривать клетку как глобус), анафазу (центромеры делятся, и половинки хромосом, а вернее уже дочерние хромосомы, расходятся к «полюсам») и телофазу (возникает ядерная оболочка, хромосомы становятся невидимыми).

На стадиях метафазы и анафазы митоза можно увидеть формирование хромосом; этим пользуются биологи, чтобы их не только сосчитать, но и учесть форму и величину. По ним ученые, подобно криминалистам, ведущим поиск преступников по отпечаткам пальцев, не только определяют принадлежность хромосом к конкретному виду растений или животных, но и угадывают появление «чужеродных» хромосом от других видов (случайные скрещивания), устанавливают у животных некоторые болезни. «Облик» хромосом и, как правило (но не без исключений), их число вполне устойчивые признаки видов.

Совокупность всех хромосом в клетке называют набором хромосом данного вида и обозначают символом *2n*. Удвоение означает, что число хромосом двойное — диплоидное, одинарное — гаплоидное — находится в генеративных (половых) клетках женских (яйцеклетках) и мужских (пыльце, спермиях). Клетки с диплоидным набором (то есть все, кроме половых) называются **с о м а т и ч е с к и м и**.

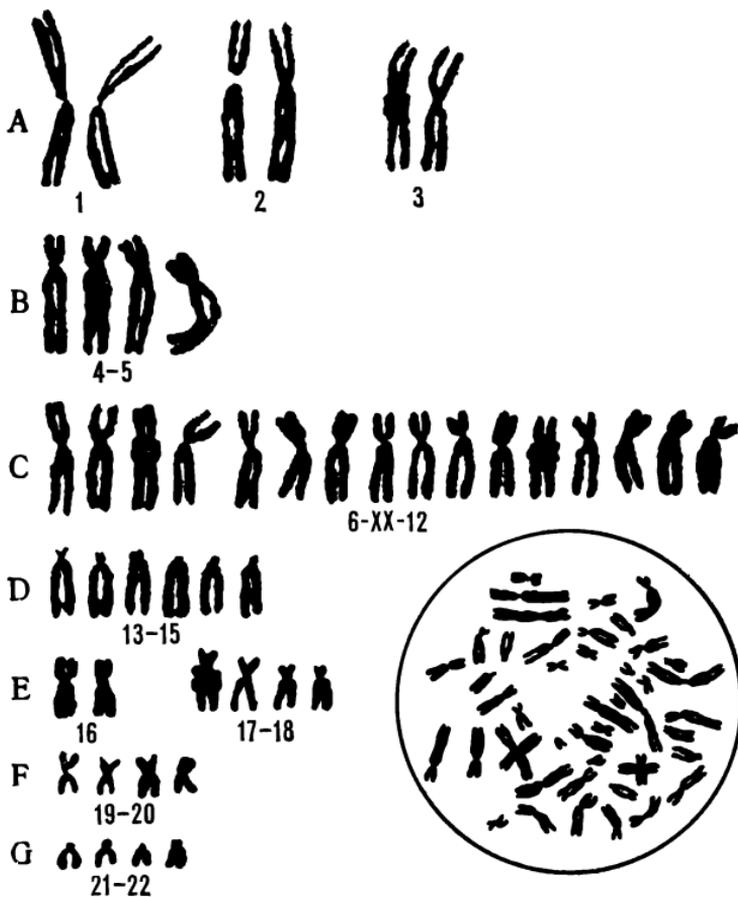
Дочерний организм получает от материнского и отцовского по одной хромосоме каждого «сорта», а в целом — полный парный сортимент хромосом, не отличающийся, если нет нарушений в процессе слияния гамет (оплодотворения), от родительских.

Число хромосом в соматических клетках в зависимости от вида имеет самые различные значения. Так, в клетке малярийного плазмодия весь набор состоит из двух хромосом, а у вида простейшего морского животного радиолярии их 1600.

Процесс деления ядра, в результате которого число хромосом, свойственное клетке, уменьшается вдвое, называют мейозом. В мейозе ядро делится дважды (первое и второе мейотические деления), а хромосомы — лишь раз.

Для мейоза характерны процессы соединения гомологичных (структурно идентичных) хромосом в пары (конъюгация) и обмена генами или блоками генов между хроматидами конъюгирующих хромосом (кроссинговер). При мейозе происходит обмен генами родителей, «упакованными» в хромосомы (рекомбинация), в результате которого в хромосомы потомков закладываются новые комбинации генов.

Необходимость мейоза и уменьшения числа хромосом вдвое при образовании гамет обусловлена особенностью оплодотворения: в сливающихся гаметах хромосомы суммируются. Если бы не было мейоза, то в каждом поколении число хромосом удваивалось бы, а это не может продолжаться до бесконечности. В результате мейоза пыльцевые зерна и яйцеклетки растений (равно как сперматозоиды и яйцеклетки животных) получают по половине соматического набора хромосом и притом только по одному представителю от каждой пары. В соматических клетках человека, например, 46 хромосом, а в яйцеклетках и сперматозоидах только по 23. В результате оплодотворения — слияния мужских и женских гамет в зародыше нового



Нормальный хромосомный набор человека (женщины). Хромосомы рассортированы и пронумерованы в соответствии с денверской классификацией (определенными правилами сортировки и нумерации хромосом). Справа внизу (в кружке) соответствующая этому набору метафазная пластинка с беспорядочным расположением хромосом.

организма — хромосомы отца и матери суммируются. Вот в чем заключается секрет, о сущности которого не догадывались (хотя принцип двоичности и выдвигали) ни Лукреций Кар («ибо зависят всегда от двойного семени дети...»), ни Грегор Мендель (вспомним его двоичную шифровку растений: *AA*, *Aa*, *aa*). Исследование мейоза открыло еще одну тайну эволюционной изменчивости — обмен генами в процессе кроссинговера (обмена участками хромосом).

Но природа естествоиспытателя такова, что он никогда не успокаивается на достигнутом. Это подметил и Лев Толстой: «Ботаники нашли клеточку и в клеточках-то протоплазму, и в протоплазме еще что-то, и в той штучке еще что-то. Занятия эти, очевидно, долго не кончатся, потому что им, очевидно, и конца быть не может...» (из статьи «О назначении науки и искусства»).

Биохимиков заинтересовал очередной сюрприз органического мира: почему клетки различных органов человека, животных (сердца, печени и селезенки), корня и стебля растений, неодинаковые по химическому составу, содержат в ядрах всегда одно и то же количество ДНК? А в половых клетках это количество меньше вдвое. Нет ли здесь связи: вдвое меньше хромосом — вдвое меньше ДНК?

Совершенно непонятными казались результаты одного из опытов английского бактериолога Ф. Гриффитса, изучавшего две разновидности пневмококка — типы I и III. Один из типов этих бактерий, вводимый в организм, вызывал воспаление легких у мышей, но терял вирулентность (болезнетворность) после нагревания в воде. Другой тип пневмококка был вовсе не вирулентным и не вызывал воспаления ни в живом, ни в мертвом состоянии. Когда же ученый вводил совместно живую неvirulentную форму и убитую нагреванием в воде virulentную, то virulentная форма вновь «воскресала» к жизни и начинала действовать — мыши заболе-

вали. В организме животных каким-то образом происходило превращение невирулентной формы в вирулентную.

Результаты этого опыта были опубликованы в 1928 году, но получили объяснение лишь в 1944 году с развитием молекулярной генетики. Трое американских исследователей (Эвери, Мак-Леод и Мак-Карти) доказали, что способностью изменять наследственные свойства обладает только одно вещество в клетке — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). Она-то при переходе (трансформации) от одной бактерии к другой и «воскрешала» вирулентность. Более того, исследователи убедились, что убитые нагреванием пневмококки «работают» не только в организме животного, но и в пробирке, если в нее поместить небольшое количество ДНК из микробов другого типа. Передача наследственных свойств дезоксирибонуклеиновой кислотой стала неопровержимым фактом.

В начале пятидесятых годов вопрос о роли генов и ДНК как факторов наследственности был решен положительно, окончательно и однозначно.

Химики-органики при помощи кислот и повышенной температуры расщепили полимерную молекулу ДНК на составные части и убедились, что она включает пятиуглеродный сахар, фосфорную кислоту (отсюда и кислотные свойства ДНК) и четыре разновидности азотистых оснований. Сахар в ДНК чередуется с фосфорной кислотой, к каждому сахару присоединено одно из азотистых оснований. Порядок чередования сахара и фосфора очень строг, основания же чередовались, похоже, в полном беспорядке. Триумвират сахара, фосфата и основания был назван нуклеотидом. Всего в ДНК оказалось четыре нуклеотида — по числу различающихся азотистых оснований. Из четырех оснований два пуриновые — аденин (сокращенно А), гуанин (Г) и два пиримидиновые — цитозин (Ц) и тимин (Т).

Среднее количество нуклеотидов в цепи ДНК около 10 тысяч. Средняя молекулярная масса ДНК—10 миллионов. Таким образом, молекула ДНК оказалась крупнейшей из молекул известных полимеров (у натурального каучука, например, молекулярная масса в среднем лишь 200 тысяч).

Предположение о том, что плоскости азотистых оснований перпендикулярны оси ДНК, высказанное в 1938 году, было подтверждено в 1947 году исследованиями в Кембридже при помощи рентгеноструктурного анализа. Выяснилось также, что столбики нуклеотидов расположены один над другим, а основания упакованы внутри них подобно стопкам монет в кассетах.

В 1947 году генетика обогатилась еще одним немаловажным открытием: выяснилось, что азотистые основания в ДНК соединены друг с другом очень слабыми водородными связями. И тут же последовала еще одна весть. Э. Чаргафф из Колумбийского университета сообщил о любопытной закономерности: как бы ни отличались разные формы ДНК по чередованию оснований, количество аденина всегда равно количеству тимина ($A=T$), а количество цитозина — количеству гуанина ($C=G$), причем сумма аденина и цитозина равна сумме тимина и гуанина.

Для лучшего запоминания эту закономерность можно изобразить так:

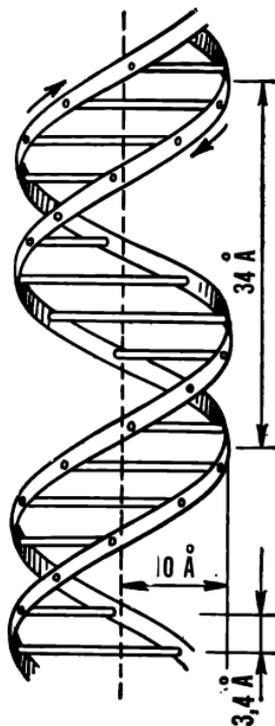
$$\begin{array}{r} A = T \\ C = G \\ \hline A + C = T + G \end{array}$$

Одно из замечательных открытий века — разгадка структуры ДНК — было сделано в 1953 году в Англии тремя совместно работавшими учеными: Френсисом Криком, Джеймсом Уотсоном и Маршаллом Уилкинзом. В 1962 году их работа была увенчана высшей научной наградой — Нобелевской премией.

Модель двунитчатой спиральной молекулы ДНК.

Согласно предложенной ими модели, ДНК состоит из двух нитей, или «цепей», спирально закрученных вокруг общей, пусть и несуществующей оси. Обе цепи связаны своими основаниями. Основание одной цепи соединено водородными связями с основанием второй цепи, а все основания парами, как перекладины лестницы, расположены вдоль всей молекулы. Причем длинные пуриновые основания (А и Г) всегда соединены с короткими пиримидиновыми (Ц и Т) — иначе «перекладины лестницы» были бы неодинаковы. Основания ДНК строго комплементарны (содополняют друг друга) и объединены в «неразлучные пары» — аденин с тимином, а цитозин с гуанином (А—Т; Ц—Г). Эти парные основания получили известность под названием комплементарных, а нити ДНК — комплементарных нитей.

Чисто умозрительно Крик с Уотсоном предположили, что ДНК самоудваивается благодаря разрыву водородных связей, отходу друг от друга одноцепочных нитей и достраиванию каждой цепочкой своей новой половины из плавающих в клетке свободных нуклеотидов. К каждому открытому азотистому основанию в цепи ДНК присоединяется его пара: к аденину — тимин, к цитозину — гуанин. Таким путем две разделившиеся исходные нити превращаются в две новые молекулы ДНК, идентичные исходной. Происходит, как



говорят генетики, репликация — самокопирование.

Гипотетическая картина репликации ДНК, подсказанная биохимиками Криком и Уотсоном, была подтверждена в 1957 году экспериментом американского ученого А. Корнберга. Им было установлено, что репликация — процесс ферментативного синтеза одной цепи ДНК на матрице другой цепи ДНК. При репликации двойная спираль ДНК постепенно раскручивается (расплетается) с одного конца и по мере освобождения ее цепей на каждой из них достраивается новая цепь.

Подтверждение пришло в 1958 году и от другого американского ученого М. Меселсона. В своей лаборатории Меселсон выращивал бактерии на среде с изотопным тяжелым азотом, а затем перемещал их на среду, содержащую обычный азот. Через определенные промежутки времени исследователь, центрифугируя бактерии, обнаруживал среди них организмы, имеющие в азотистых основаниях только тяжелый азот или обычный азот, и, самое главное, бактерии, обладающие наполовину тяжелым, наполовину обычным азотом.

Гипотеза Крика — Уотсона о механизме воспроизведения молекулы ДНК окончательно была утверждена в ранге теории.

Выяснение замечательной способности молекул ДНК к воспроизведению имело огромное значение для дальнейшего развития молекулярной генетики, так как позволило понять роль молекул ДНК в передаче наследственной информации.



ВОЗМОЖНО ЛИ НАСЛЕДОВАНИЕ БЕЗ ХРОМОСОМ?

Как жаль, что отпрыск неразумный
Рождается от мудреца:
Не получает сын в наследство
Талант и знания отца.

Рудаки

По Менделю, совершенно безразлично, какое растение в скрещиваниях берется за отца, а какое за мать. Всегда ли так? Оказалось, не всегда. Один из переоткрывателей менделевских законов Корренс столкнулся в эксперименте с наследованием, идущим лишь по материнской линии. Сюрприз ему преподнес обыкновенный чабрец — небольшой стелющийся кустарничек, который можно встретить на открытых песчаных мес-

тах или в сухих сосновых борах. Раньше это растение, в просторечии именуемое богородской травой, служило народным средством, утоляющим боли в груди или животе. Наиболее примечательным, однако, оказалось не лекарственное достоинство растения, а другое свойство. Наряду с обоеполыми особями были обнаружены однополые женские растения, которые при опылении пыльцой с обоеполых дают в потомстве только «женский пол». Подобное наследование какого-либо признака по материнской линии и только по образу и подобию матери генетики назвали цитоплазматической наследственностью.

К цитоплазме, как известно, ботаники относят все содержимое клетки без клеточного ядра. Ядро обычно (бывают исключения) — продукт слияния мужской и женской гамет и, следовательно, наследственных задатков отца и матери. Цитоплазма же может быть получена только от матери. Загадка цитоплазматической наследственности разъяснилась много позднее, но еще при жизни Корренса.

ДНК в результате кропотливых изысканий была обнаружена не только в ядре, но и в чисто цитоплазматических структурах — пластидах, митохондриях и кинетосомах. Ее выделили из пластид бобов, фасоли, листовой свеклы, табака и других растений. Количество ДНК в хлоропластах хламидомонады оказалось достаточным, чтобы обеспечить синтез более ста белков. В отличие от генома — гаметического набора хромосом со всей совокупностью генов, комплекс неядерных наследственных факторов (плазмагенов) генетики назвали плазмоном. В противоположность строгому расположению генов в хромосоме, «знающих свое место в строю», плазмагены, хоть и привязаны к органеллам (составным частям клетки), неравномерно распределяются при делении клетки, разнохарактерны по форме, функциям и содержанию.

Доказательством нехромосомного наследования мо-

гут быть различия в развитии признаков при реципрокных скрещиваниях, когда особь, разновидность или вид в одном случае берут в качестве материнской, а в другом — отцовской формы. Неоднозначность таких скрещиваний установлена еще издревле при гибридизации лошадей с ослими. Хотя зиготы в обоих направлениях скрещивания получают одинаковые гомологичные наборы хромосом, гибридное потомство различно по своим внешним данным, выносливости и поведению. Соответственно этим качествам животных и использовали: люди немолодые, степенные и духовного звания, предпочитающие путешествовать без спешки, всегда выбирали мулов (мать — кобыла), а не лошаков (мать — ослица), причем мулы в этих обстоятельствах ценились выше горячих чистокровных арабских лошадей.

Одним из эпохальных событий в биологии начала XX века было выявление М. И. Хаджиновым в нашей стране и М. Роудсом в США цитоплазматического контроля мужской стерильности у кукурузы. Исследователями были получены линии кукурузы, которые при опылении пылью любой другой линии (линия — самоопыляемое в течение нескольких поколений потомство какой-либо формы) давали потомков только с мужской стерильностью.

Несмотря на полное замещение хромосом матери отцовскими хромосомами (а это достигается многократными повторными скрещиваниями гибридов с фертильным отцовским растением), признак стерильности в ряду поколений не исчезал и устойчиво передавался по материнской линии.

В некоторых случаях цитоплазматическая мужская стерильность может оказаться подавленной одним из нескольких хромосомных генов, так называемых восстановителей фертильности. В присутствии гена-восстановителя нехромосомный фактор стерильности не проявляется: формируется вполне фертильная пыльца.

При утрате гена-восстановителя вновь проявляется действие нехромосомного фактора.

Как цитоплазматическая мужская стерильность, так и гены-восстановители играют важную роль при производстве гибридных семян кукурузы, поскольку позволяют исключить наиболее дорогостоящий процесс работы — ручное удаление метелок у растений, привлекаемых в качестве женских родительских форм. В Советском Союзе впервые успешно использовали цитоплазматическую мужскую стерильность при получении гибридной кукурузы М. И. Хаджинов, Б. П. Соколов и Н. С. Галеев.

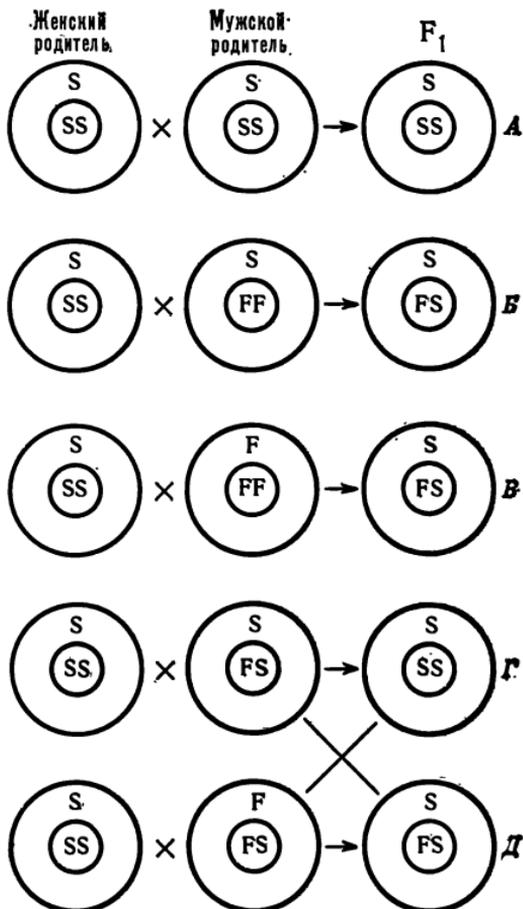
Воспроизведение, активность и изменчивость нехромосомных наследственных факторов тесно связаны с хромосомными генами. Так, определенные хромосомные гены контролируют стабильность или мутабельность некоторых плазматенов. Например, при изучении межвидовых гибридов растения стрептокарпуса выяснилось, что пол этого гермафродитного рода определяется соотношением хромосомных и цитоплазматических факторов. Причем у некоторых видов развитие пыльников контролируется цитоплазмой, а развитие пестиков — хромосомными генами, или наоборот.

У пшеницы мужскую стерильность нередко удается индуцировать (вызвать) при искусственном комбинировании ядра и цитоплазмы разных видов или даже родов. Например, цитоплазма пшеницы Тимофеева или эгилопса может обеспечить стерильность мягкой пшеницы, цитоплазма эгилопса — стерильность твердой пшеницы.

Схематически типы наследования мужской стерильности, обусловленные взаимодействием цитоплазматических ядерных факторов, представлены на рисунке. Поскольку мужская фертильность F доминирует над мужской стерильностью S , то мужская стерильность возникает тогда, когда ядерные факторы S находятся в гомозиготном состоянии в цитоплазме S .

Схема наследования мужской стерильности, обусловленной цитоплазматическими и ядерными факторами.

Буквы во внутренних кружках обозначают гены, находящиеся в хромосомах ядра, во внешних кружках — цитоплазматические факторы, переносимые только женским родителем. *S* — мужская стерильность, *F* — мужская фертильность, *F* — доминирует над *S*. Все женские родители, приведенные на этой схеме, обладают, таким образом, мужской стерильностью, а все мужские родители — мужской фертильностью. Гибриды F_1 (*A*, Γ) обладают мужской стерильностью, а *B*, *B* и *D* — мужской фертильностью.



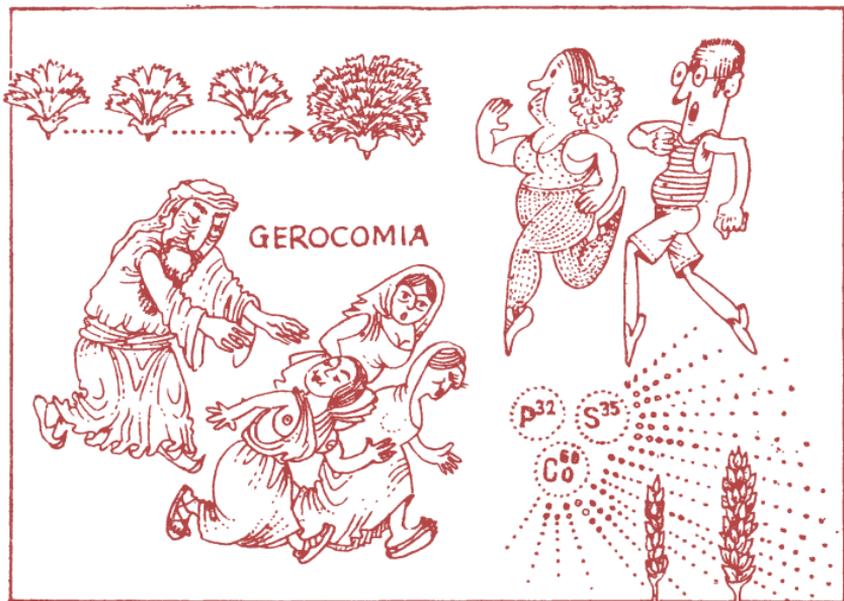
Взаимная пересадка ядер у двух видов амёбы позволила установить, что неядерные факторы способны контролировать размер ядра и форму животного. При совмещении ядра и цитоплазмы достаточно отдаленных видов развитие животных часто прекращается уже на ранних стадиях.

Геном и плазмон дополняют друг друга и совместно участвуют в определении фенотипа. Гены контролируют

ют синтез и обеспечивают организм, если можно так выразиться, строительными конструкциями, а плазматены осуществляют монтаж. Цитоплазматический компонент может активизировать или репрессировать хромосомные гены. В свою очередь, цитоплазматическое наследование зависит от генных продуктов, возможно, родственных регуляторным веществам в цитоплазме.

В процессе эволюции взаимодействие мутантных генома или плазмона, их взаимная «подгонка» друг к другу и обуславливаемая ими реакция на условия среды ведут к расширению или изменению ареалов, появлению новых экотипов, обособлению новых рас и видов.

Итак, некоторые признаки могут быть обусловлены цитоплазмой, а не генами хромосом, хотя их взаимодействие более обычное явление.



МУТАЦИИ И МОДИФИКАЦИИ

Ведь если лучшие мурены водятся в Сицилии, а стерлядь около Родоса, это не значит, что рыбы эти неизменно во всех морях будут одинаковы.

Варрон. О сельском хозяйстве

К чему только ни прибегали люди, чтобы продлить свою жизнь! За многовековую историю человечество испробовало разные способы. В наши дни наиболее популярен метод регулярного принуждения мышц к работе, будь это мышцы ног или рук или обеих пар конечностей вместе (главное, не утруждать мозг и не травмировать психику).

И. И. Мечников считал, что со старостью можно бороться, если взять в союзники кисломолочные про-

дукты, академик АМН СССР Д. Ф. Чеботарев в качестве наиболее характерных черт долгожителей приводил занятие любимым делом, постоянное (в смысле не часто меняемое) место работы, умеренность в еде и ее разнообразие, незлоупотребление алкоголем и табаком, ранний брак и многодетность.

Если верить старинным легендам, царь Давид продлил жизнь, окружив себя молодыми девушками. Этот древний способ отдаления смертного часа даже получил научное название «герокомия».

Высокий процент долгожителей среди населения долины Вилькабамбы, расположенной на юге Эквадора на высоте 1450 метров над уровнем моря, геронтологи объясняют низким атмосферным давлением, высоким содержанием кислорода в воздухе и... неровным рельефом местности, вынуждающим к невольным занятиям «физкультурой». Немаловажное значение, полагают, имеет и меню: овощи, фрукты, кукуруза, пшеница.

Описанные «приемы» продления жизни, очевидно, способствуют долголетию у индивидов, ведущих надлежащий образ жизни и придерживающихся определенной диеты, но, естественно, не гарантируют длительной жизни их потомкам, не следующим примеру родителей. Образ жизни и среда не влияют на генотип и наследственность. Генетики любые отклонения от «нормы» (в приведенных выше примерах — долголетие), не связанные с изменением генотипа и, следовательно, не влияющие на потомство, называют модификациями.

Но есть и другой род долгожителей. И. И. Мечников в «Этюдах оптимизма» приводит в пример жителей деревни Шальи (департамент Кот-д'Ор, Франция), где восьмидесятилетние и более «зрелого» возраста старики, составляющие чуть ли не четыре процента населения, отличались крайне неумеренным потреблением спиртного. Приверженностью к «зеленому змию» стра-

дали Катерина Реймон, умершая в возрасте 107 лет, Политиман, успевший отпраздновать 140-летие, и 120-летний мясник Гасконь, упивавшийся дважды в неделю, начиная с 20-летнего возраста. Ирландский землевладелец Браун словно в насмешку над геронтологами, достигнув 120-летнего возраста, составил завещание, в котором пожелал установить на своей могиле надгробие с надписью, раскрывающей довольно своеобразный «секрет» его долголетия: «Он был всегда пьян и так страшен в этом состоянии, что сама смерть боялась его».

Это уже пример наследственного долголетия, может быть, даже мутаций (этот термин нам уже знаком). Но, дабы не испытывать судьбу и не надеяться на счастливо сложившийся генотип, лучше придерживаться здорового образа жизни. Статистикой установлено, что подавляющая часть долгожителей ведут размеренный трудовой образ жизни, крайне редко меняют место жительства, работу, жену или мужа (прочности семьи способствует многодетность) и не конфликтуют с окружающими без достаточно веского повода. Автор подозревает, что последнее условие решающее для модификации человеческой жизни до достаточно глубокой, но необременительной старости. Вероятно, читатель не без интереса прочтет в этой связи строки писателя В. Конецкого из его очерка «На околонучной параболе»: «Искали тайну долгожительства в простокваше. Изучали рацион и атмосферу горножителей. А дело оказалось в нервах. Если раньше стенокардией и инфарктом миокарда страдали преимущественно только люди пожилого возраста, то теперь недуги все чаще поражают человека в самом расцвете творческих сил. Ишемическая болезнь свирепствует в тех странах, где достигнута наиболее высокая степень технизации. По характеру подъема кривая поражения ишемической болезнью сердца приближается к кривой роста количества информации — удваивается каждые 10—15 лет.

Главной причиной атеросклероза считались алкоголь, табак, жирная пища. Но потом вспомнили, что люди курят со времен Колумба, пьют испокон веков, едят жирное со времен мамонтов. Теперь стало ясно, что сердечно-сосудистые заболевания представляют собой лишь трагический финал ряда физиологических осложнений, происходящих в организме человека, главным образом в его нервной системе».

Термин «модификация» в свое время был предложен К. Негели (1865). В настоящее время под модификациями подразумевают фенотипические ненаследственные изменения, возникающие под влиянием господствующих условий среды и не оказывающие влияния на генотип. Размах модификационной изменчивости ограничен обусловленной генотипом нормой реакции.

В качестве примера проявления яркой модификационной изменчивости можно привести приспособительную реакцию стрелолиста. Листовые пластинки растения, обитающего на илистом дне мелких спокойных водоемов, напоминают стрелку (отсюда и его название), когда же стрелолист вырастает на дне стремительного ручья, листовые пластинки принимают форму плоских бледно-зеленых лент. Изменения эти ненаследственны и проявляются только в соответствующих условиях обитания.

На первый взгляд может показаться правильным, если появление новых наследственных признаков объяснить изменчивостью, вызываемой условиями среды. Жан Батист Ламарк (1744—1829), например, считал, что образование любого нового органа есть не что иное, как ответная реакция на условия среды или на появление новой потребности у животного.

Как одно из возможных объяснений эволюции воззрение Ламарка в свое время привлекло многих биологов, пытавшихся подкрепить его и экспериментальными данными. Однако тщательно поставленные опыты,



Модификация одуванчика (А — в долине, В — в горах).

в которых старались вызвать при помощи разнообразного варьирования условий среды адекватные (направленные) наследственные изменения, ни разу не увенчались успехом.

В эволюции модификации тем не менее играют существенную роль, так как позволяют виду в пределах нормы реакции составляющих его генотипических форм выдерживать постоянно меняющиеся условия среды в течение года или сезона.

Мутации, как уже было сказано, это внезапно появляющиеся и передающиеся по наследству новые признаки. Организмы или отдельные клетки, проявившие мутационное изменение, называют *мутантами*. Во многих случаях мутации настолько слабы, что визуально не обнаруживаются, а ограничиваются сферой физиологических реакций.

Селекционеры хорошо знакомы с мутациями и используют в своей работе как естественно возникающие, так и искусственно получаемые (индуцированные) мутанты. Так, например, ученые на основе естественного мутанта горького желтого люпина, содержащего алкалоиды в ничтожных количествах, вывели сорта кормового сладкого люпина, ныне широко распространенные в странах Западной Европы и СССР. Благодаря естественному мутированию созданы красная береза, стьюартский кубинский табак, радужный мак, многие сорта тюльпанов и махровых форм цветов. От естественных мутантов ведет начало ряд сортов картофеля (Рассет Бербанк, Кобблер, Ред Триумф, Рассет Себаго, Ред Понтиак, Ред Ла Сода и др.).

Склонность мутировать столь же существенна для вида, как и его способность сохранять устойчивость в продолжении сменяющих друг друга поколений. Мутации — основной источник естественной наследственной изменчивости и движущая сила эволюции.

Исследователи обнаруживают мутации по появлению новых наследственных морфологических, физиоло-

гических, химических изменений в организме, нарушениям числа или строения хромосом, влекущим (но не всегда) за собой фенотипическое проявление. Видимые мутации наиболее часто используют в генетических исследованиях. Кроме того, существуют мутации, которые не удается выявить из-за препятствий методического, а также технического порядка. Иногда мутировавший ген не оказывает явного влияния на фенотип до тех пор, пока не попадет в новый геном; в последнем случае до проявления мутации может пройти несколько поколений.

Воздействие космических лучей, солнечной радиации и внезапных «шоковых» перепадов температуры способно вызвать естественную мутацию у животных и растений. Но мутация может подчиняться и внутренним процессам обмена веществ, обусловленным, например, межвидовой или межродовой гибридизацией.

В 1925 году советские ученые Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов на микроскопических грибах открыли мутагенные вызывающие мутации свойства рентгеновских лучей. Э. Баур (работы опубликованы в 1916 и 1930 годах) и В. В. Сахаров (публикации 1932—1938 годов) установили, что мутагенным действием обладают и химические вещества.

Работы этих исследователей открыли новую главу в истории генетики. Экспериментаторы получили возможность искусственно создавать новые мутации у любых организмов.

Различают два вида излучений, вызывающих мутации, — ионизирующие и неионизирующие. Из ионизирующих в генетике и селекции используют бета-частицы (электроны) и гамма-лучи, испускаемые радиоактивными веществами, рентгеновские лучи и нейтроны. Ионизация заключается в испускании электрона одним атомом и захвате его другим. Пары ионизированных атомов физически нестабильны и реактивно способны. Одного акта ионизации достаточно, чтобы

инактивировать (выключить из «работы») молекулу ДНК или фермента.

Единственным эффективным неионизирующим излучением являются ультрафиолетовые лучи, которые можно применить только для облучения слоев клеток небольшой толщины (пыльцы, кончиков корней). Ультрафиолет интересен тем, что он вызывает больше мелких мутаций, чем рентгеновские лучи.

Советским ученым принадлежит приоритет в практическом использовании ионизирующих излучений в селекции сельскохозяйственных культур. В 1931 году советский селекционер Н. Л. Делоне сообщил о результатах совместных с В. И. Дидусем трехлетних исследований искусственных мутаций пшеницы. А. А. Сапегин представил данные о полученных им в 1930—1936 годах рентгеномутациях мягких и твердых пшениц. Интересные радиомутантные формы ячменя и гороха в 1937 году были выделены под Ленинградом А. Н. Лутковым.

Рентгеновские лучи на первых порах были единственным источником излучения, применяемым в селекции. Использованию их благоприятствовали общедоступность и легкость дозирования.

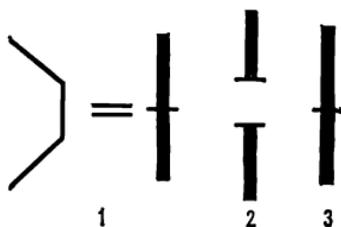
Перед проведением облучения предварительно подбирают дозу облучения, достаточно высокую, чтобы заставить объект интенсивно мутировать, но в то же время обеспечить достаточную выживаемость материала. Получают мутации, воздействуя на отдельные клетки — гаметы, семена (сухие или замоченные), почки и побеги.

Нейтронами селекционеры заинтересовались с развертыванием в разных странах строительства атомных реакторов. По сравнению с рентгеновскими лучами нейтроны оказывают более однородное действие на семена, что проявляется в одинаковом развитии сеянцев и выживаемости облученного потомства M_1 (полученные из обработанных семян растения обозначают M_1 ,

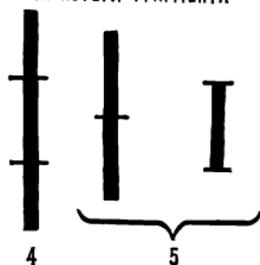
Разрывы хромосом под влиянием облучения рентгеновскими лучами и некоторые из их возможных последствий:

1 — произошел разрыв; 2 — хромосома разбилась на фрагменты; 3 — разрыв зажил; 4 — два разрыва произошли в одной и той же хромосоме; 5 — разорванные концы склеились, средняя часть выпала и, вероятно, будет утеряна в одном из последующих клеточных делений; 6 — в каждой из двух хромосом произошел один разрыв; 7 — разорванные хромосомы обменялись кусками.

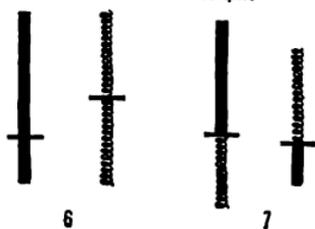
I. ЗАЖИВЛЕНИЕ РАЗРЫВА



II. ПОТЕРЯ ФРАГМЕНТА



III. ТРАНСЛОКАЦИЯ



следующие поколения — соответственно M_2 , M_3 и т. д.).

Из радиоактивных изотопов наиболее часто в генетических исследованиях используют фосфор P^{32} и серу S^{35} . Поскольку энергия распада этих изотопов в форме электронов (бета-частиц) рассеивается быстро (период полураспада P^{32} равен 14,3 дня, а S^{35} — 88 дням), то применение их при дозиметрическом контроле неопасно. Испускание бета-частиц при ионизации и радиоактивном распаде вызывает хромосомные перестройки. Мутагенная активность P^{32} превышает активность рентгеновских лучей, но уступает мутагенному действию быстрых нейтронов.

Ранее применявшиеся в биологии в качестве источников гамма-лучей радий и родон ныне вытеснены радиоактивным кобальтом (Co^{60}). В связи с более короткой длиной электромагнитной волны по сравнению с рентгеновскими лучами гамма-лучи обладают большей проникающей способностью. Дозы гамма-лу-

чей подобно рентгеновским лучам измеряются в рентгенах (р).

Мутагенный эффект ультрафиолетовых лучей, связанный с образованием перекиси водорода и органических перекисей, обнаружен в 1930—1931 годах. Мутагенная активность при ультрафиолетовом облучении осуществляется через воздействие на белок или на нуклеиновую кислоту.

Приоритет в изыскании большинства известных ныне химических мощных мутагенов, в том числе непревзойденных по эффективности (например, формальдегида, уретана, этиленимина, окиси этилена, диэтилсульфата, диметилсульфата и др.) принадлежит советскому ученому И. А. Раппопорту. Им выявлены сверхмощные мутагены, или супермутагены, способные обусловить свыше 100 процентов наследственных изменений (за 100 процентов принимается 100 мутаций на 100 хромосом, за 105 процентов — 105 мутаций на 100 хромосом и т. д.). К ним относятся производные *N*-нитрозоалкилмочевины, *N*-нитрозоалкилуретана, *N*-нитрозоалкиламина, diaзoметана и этиленимина.

Для нитрозомутагенов характерно сохранение мутагенного раздражения до M_5 — M_6 поколений в отличие от других мутагенных соединений, сохраняющих мутагенную активность лишь в M_1 — M_2 . Супермутагены вызывают несравненно большее количество доминантных мутаций по сравнению с иными химическими и физическими мутагенами, а, кроме того, дают рекордный выход рецессивных мутаций.

Специфичность химического мутагенного действия обнаружена в опытах с натриевой солью ДНК, выделенной из зобной железы телят. Этот препарат ДНК действует замедленно и избирательно повышает мутабельность определенных генов дрозофилы, то есть действует направленно.

Не исключено, что мутагенное действие ДНК по своей природе подобно действию контролирующей

щих элементов — особых генетических единиц, не имеющих фиксированного положения на хромосоме и при интегрировании (включении в определенное место — локус) с хромосомой меняющих выражение генов, к которым они прикрепляются, что делает эти гены мутабельными. Такие контролирующие элементы впервые установлены у курурузы, а позднее описаны у живокости. Возможно, что роль контролирующих элементов, имеющих сродство с определенными участками хромосом, могут играть и другие не очень крупные макромолекулы — низкополимерная РНК, фрагменты РНК и РНК-вирусов. Изучение специфичности химических мутагенов имеет прямое отношение к проблеме направленного мутагенеза при помощи мутагенов с очень узким спектром действия.

Применение рентгеновских и ультрафиолетовых лучей сыграло решающую роль в селекции штаммов (то есть генетически однородных культур) пенициллина и его промышленном производстве. Начав работу со штаммом, продуктивность которого равнялась 250 условным единицам на миллилитр объема (принятое сокращение ед/мл), селекционеры менее чем за 10 лет получили штаммы с активностью свыше 2500 ед/мл пенициллина, то есть в 10 раз более интенсивной.

В лаборатории компании Пфайзер (США) при работе с рентгеновскими и ультрафиолетовыми лучами получен мутантный штамм продуцента стрептомицина с активностью 2000 ед/мл, или в 8 раз более активный, чем взятый за исходный штамм Ваксмана. В Советском Союзе при облучении гриба *Streptomyces* сверхвысокими дозами ультрафиолетовых лучей получен штамм, продуцирующий свыше 4000 ед/мл.

В настоящее время мутанты — основной материал для получения активных препаратов пенициллина, стрептомицина, хлортетрациклина (биомицина), окситетрациклина (террамицина), циклосерина и других антибиотиков.

Получена живая мутантная вакцина против восточного энцефаломиеелита, наиболее заразного из существующих вирусных заболеваний. В результате обработки химическими мутагенами штаммов пропионовокислых бактерий, используемых в производстве витамина В₁₂, созданы мутанты, вдвое превышающие по уровню активности исходные штаммы.

Химические мутагены хорошо зарекомендовали себя в получении противостолбнячных анатоксинов (токсиднов, лишенных ядовитых свойств). Производные этиленмина и этиленоксида перспективны для создания как живых и убитых вакцин, так и анатоксинов. Мутагены используют для повышения интенсивности синтеза аминокислот и витаминов в организме и для активизации аминокислот в ферментативных процессах.

Совершенствование агротехнических приемов возделывания культурных растений, увеличивающееся из года в год внесение минеральных удобрений вызывают необходимость создания новых сортов, устойчивых к полеганию, способных эффективно использовать повышенные дозы удобрения и формировать высокие урожаи. Для решения этих проблем генетики и селекционеры изыскивают способы получения и освоения новых генных ресурсов. Геном культурного растения таит в себе высокий потенциал структурного разнообразия. При помощи радиоизлучений и химических мутагенов генетики стремятся заставить работать скрытую часть спектра геномов и создавать стабильные генные состояния с нужными селекционеру специфическими свойствами растений.

Применение коротковолнового излучения дало сельскохозяйственному производству десятки новых сортов. Так, на основе рентгенооблучения семян ячменя полегающего сорта Бонус и последующего отбора в Швеции получен высокоурожайный и устойчивый к полеганию сорт Паллас. Из сортов ячменя, имеющих промышленное значение и созданных благодаря ра-

диационной селекции, можно также назвать шведский раннеспелый низкорослый сорт Мари, австрийский устойчивый к мучнистой росе сорт Вена, высокопродуктивный с повышенной зимостойкостью и прочной соломиной озимый сорт Ютта (ГДР) и американские ячмени зимостойкий Пеннрад и устойчивый к мучнистой росе Аллаш.

В США нашли применение сорта овса Элеймо-Х и устойчивый к корончатой ржавчине Флорэд. В Швеции создан сорт гороха Строль (Штраларт), выведенный на основе рентгеномутанта, характеризовавшегося сильным ветвлением и повышенным числом бобов на ветвях. За 11 лет испытания на Вейсбульхольмской станции новый сорт по урожайности превосходил исходный сорт Кластер на 5,8 процента. Урожайность полученного позднего сорта Строль 2 была выше, чем у Кластера, на 25 процентов.

В Индии выращивают высокоурожайные мутантные сорта мягкой пшеницы Р 836 и Гарбати Сонора, в США — Льюис и Стадлер, в Италии — мутантные сорта твердой пшеницы Кафельфизано и Кафельпорциано.

Обработка химическими супермутагенами (1,4-бисдиазоацетилбутаном) и мутагенами существующих инбредных (самоопылявшихся в ряду поколений) линий кукурузы с высокой комбинационной способностью привела к созданию мутантных подлиний, повысивших эффект гетерозиса на 30—50, а иногда и на 100 процентов.

К геномным мутациям генетики относят полиплоиды — формы с кратно увеличенным против нормы набором хромосом и гаплоиды — формы с гаметическим (обычно вдвое меньшим против нормы) числом хромосом.

Полиплоидия, или наличие у генетически родственных форм полутора-, двух- и более кратного геномному набору количества хромосом, широко распро-

странена в природе. По ориентировочным подсчетам, общая доля полиплоидных видов у покрытосеменных составляет около 30—35 процентов.

Полиплоидии принадлежит важная роль в происхождении многих культурных растений. Главный продукт питания большей части населения нашей планеты — хлеб — выпекают из муки полиплоидной пшеницы. Более половины всего человечества одевается в ткани из хлопка полиплоидного хлопчатника. Благодаря улучшению питания жителей Европы резко увеличилось народонаселение этого континента после завоза из Америки полиплоидного картофеля. В мировом производстве сахара 70 процентов продукта дает полиплоидный сахарный тростник.

Селекционеры продемонстрировали всему миру, что может дать применение искусственной полиплоидии в сельскохозяйственном производстве. Созданные в Швеции тетраплоидные сорта клевера и турнепса в среднем по продуктивности превзошли диплоидные сорта на 15 процентов. При сравнении урожайности тетраплоидного сорта клевера Ульва и исходного диплоидного сорта разница в пользу первого составила 15 процентов в первый же год сортоиспытания и 47 процентов во второй. Кроме того, Ульва превосходил промышленные диплоидные сорта также по устойчивости к корневой гнили и стеблевой нематоды. Полиплоидные сорта богаче диплоидных по содержанию сухих веществ. Так, в тетраплоидном сорте турнепса Сириус их на 14 процентов больше, чем у лучшего диплоидного сорта, а у полисортов сахарной свеклы на 10 процентов больше, чем у диплоидных. Тетраплоидные озимые сорта ржи Столрог и Дубльстол, не уступая по урожайности диплоидным сортам, отличаются высоким содержанием протеина и лучшими хлебопекарными качествами. Шведский тетраплоидный сорт яровой ржи Форекс при испытании в Калифорнии дал небывало высокий урожай зеленой массы.

Большую роль искусственно полученные полиплоиды играют в преодолении нескрещиваемости видов. В частности, индуцированные полиплоиды широко используют в селекции картофеля, табака и лекарственных пасленов для медицинской промышленности.

Для получения искусственных полиплоидов чаще всего применяют алкалоид колхицин, получаемый из семян и клубнелуковиц безвременника осеннего. Из него готовят водные растворы, ланолиновую пасту, растворы в агаре, глицерине или касторовом масле. Подавляя действие механизма митоза, колхицин приводит к увеличению числа хромосом. Колхицином обрабатывают семена, проростки, стебли, листья, цветочные бутоны, почки и клубни.

Индуцированный колхицином полиплоид представляет собой сырой материал, обычно непригодный для непосредственного и немедленного использования. Увеличение набора хромосом, как правило, влечет за собой из-за несбалансированности гено типа серьезные дефекты, которые можно устранить в процессе отбора и размножения. Большой интерес для селекционной практики представляют полиплоиды, создаваемые на мейотической основе в процессе оплодотворения. Обычно их получают при скрещивании нормальных диплоидных растений и индуцированных колхицином полиплоидов. Полиплоидные семена, снятые с диплоидного материнского растения, и будут мейотическими полиплоидами. Они не имеют мозаичных с разными наборами хромосом клеток и тканей. У некоторых видов культурных и вводимых в культуру растений полиплоиды превосходят по продуктивности или содержанию полезных соединений исходные диплоидные формы. Таким путем получены ценные полиплоидные сорта аптечной ромашки, инкарнатного клевера, перечной мяты, сахарной свеклы.

Для выделения полиплоидных форм иногда не обязательно прибегать к довольно трудоемкому подсчету

хромосом. В селекции у некоторых культур можно обойтись подсчетом хлоропластов (пластид, в которых содержится хлорофилл) в замыкающих клетках устьиц или числа устьиц на единицу площади поверхности листа, замером окрашенной ацетокармином пыльцы (она крупнее у полиплоидов).

Другой тип геномных мутантов — гаплоиды — используются в селекции на гетерозис. Генетики называют *гетерозисом* эффект лучшего развития полезного признака (продуктивность, устойчивость к неблагоприятным условиям среды, качество продукции и т. п.) у гибридов, чем у родительских форм. Применяют гаплоиды и для преодоления нескрещиваемости между формами, имеющими разный набор хромосом. Искусственно гаплоиды получают либо скрещиванием разных видов (чаще с разными наборами хромосом), либо выращиванием растений непосредственно из гамет (например, пыльцевых зерен или неоплодотворенных яйцеклеток). Получаемые гаплоиды имеют вдвое меньший набор хромосом, чем у родителей, и геном материнской формы или опылителя. Гаплоиды существенно облегчают и ускоряют селекцию по признакам, контролируемым немногими генами.

Естественные и искусственно получаемые мутанты служат источником наследственной изменчивости. Мутации и комбинации генов поставляют сырье, из которого в процессе естественного и искусственного отбора получается строительный материал для эволюции и селекции культурных растений, животных и микроорганизмов. Но в массе мутации для вида вредны и повышение мутабельности в силу каких-либо причин ведет к увеличению в популяциях числа генетических жертв. В мелких популяциях мутагенез может привести к вымиранию вида, а у человека повысить численность индивидов с врожденными дефектами, могущими обусловить гибель либо владельцев новых мутантных генов, либо их потомства (ввиду рецессивности боль-

шей части мутаций они угрожают прежде всего внукам).

Генетическое приспособление популяций живых организмов к условиям возрастающей загрязненности среды невозможно, поэтому сохранение чистоты внешней среды является одновременно условием нормальной жизнедеятельности человека, животных, растений.

Растущие производственные мощности человечества усугубляют опасность всему живому планеты. Заводы и фабрики ежегодно выбрасывают в атмосферу сотни миллионов тонн сернистого ангидрида и около пятидесяти миллионов тонн окислов азота. Повышается фон радиации. Атмосфера, почва и водоемы так или иначе насыщаются химическими мутагенами, могущими отразиться на наследственности животного и растительного мира.

Биологи ныне как никогда озабочены мутационной селекцией микроорганизмов для биологической очистки отходов химических, металлургических, текстильных и других предприятий и разработкой методов анализа (тест-систем) влияния мутагенов среды на человека, животных, растения, микроорганизмы и вирусы. Отсюда понятно значение, которое придают развитию медицинской генетики и генетического контроля за загрязнением окружающей среды, включая сюда, скажем, не только задымленность атмосферы, но и медицинские препараты и даже парфюмерию.



ТЕОРИЯ ГЕНА

Бывают буквы, — продолжала Екатерина, — начертанные так, что открывают путь для целого ряда предсказаний...

А. Дюма. Королева Марго

Рассказ о познании законов наследственности и о генной инженерии был бы невозможен без представления «главного героя» — гена.

Многие открытия науки зиждутся на случайно возникших догадках, озаривших человека. Открытие колеса, возможно, связано с наблюдением за перекаати-поле, гонимым по степи ветром, или, допустим, диким арбузом, перекаативаемым потоком воды после тропического дождя.

Вильгельм Иогансен, вводя в обиход биологов термин «ген», полагал, что это просто короткое и удобное слово. Лишь много позднее под геном начали понимать нечто реально существующее, хоть и невидимое даже вооруженным глазом. И только относительно недавно гены увидели воочию, чуть позднее синтезировали и заставили работать синтезированный ген.

В современном понимании ген — участок ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) со строгой последовательностью составляющих его четырех сортов нуклеотидов. Он несет в себе информацию, управляющую развитием определенного признака (например, белого, розового, красно-фиолетового или сине-фиолетового цветка у картофеля). Один ген, занимающий четко фиксированное положение в каждой паре идентичных (гомологичных) хромосом, нередко контролирует в зависимости от направления доминирования и химического состояния цитоплазмы, иногда зависящего от внешней среды (даже, бывает, от температуры), проявление нескольких признаков. Четкие, химически специфичные состояния одного гена биологи именуют аллелями этого гена. У некоторых генов этих аллелей насчитывают десятки.

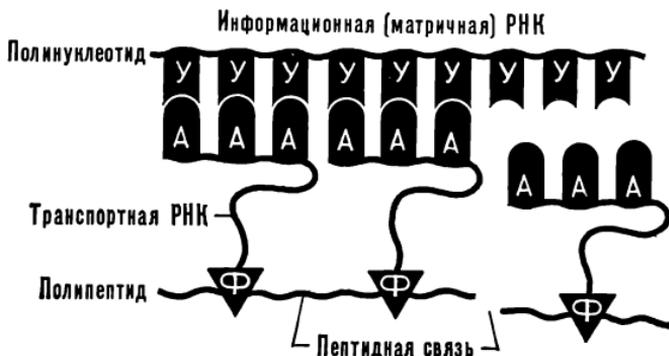
Гены делимы, о чем долго не подозревали, и их действие зависит от суммарного или частичного отключения функционирования отдельных звеньев, активируемых цитоплазматической средой (как известно, ядро клетки с его совокупностью хромосом и генов покоится, или, вернее, «работает» в цитоплазме, окруженной клеточной оболочкой). Внешняя среда влияет на выражение потенциальных возможностей развития клетки, тогда как пределы этих возможностей (норма реакции) контролируются генотипом — совокупностью генов.

Ген управляет образованием определенного фермента, обуславливающего развитие признака, свойства или функции. Но в то же время ген может влиять на раз-

витие различных признаков, что в генетике получило название множественного, или плейотропного, эффекта. Действие отдельных генов зависит от положения их в хромосоме и связано с влиянием других генов в хромосоме, то есть гены хромосомы функционально взаимосвязаны.

Как же ген, то есть участок ДНК, кодирует образование конкретного белка-фермента, состоящего из определенных аминокислот? В организме этот процесс происходит постоянно по такой схеме. Прежде всего с помощью фермента РНК-полимеразы с «заработавшего» участка ДНК (обычно на нем «записаны» сведения о строении только одного белка) снимается копия в виде молекулы РНК — рибонуклеиновой кислоты. В сущности такой участок ДНК генетики и называют геном. РНК-вую копию гена (точный «отпечаток» гена) именуют матричной РНК (мРНК). Как ДНК состоит из четырех сортов нуклеотидов («букв»), так и РНК-вый «текст» включает всего лишь четыре «буквы». Именно по последнему на рибосомах (мельчайшие частицы в цитоплазме) и синтезируется белок-фермент. Рибосомы, несмотря на мизерные размеры (150—350 ангстрем), представляют собой сложные агрегаты, состоящие из молекул белка и рибосомальных РНК (рРНК). Структура рРНК (а она тоже копируется с ДНК) подобна структуре мРНК, только расположение нуклеотидов иное.

Рибосома пропускает через себя нить мРНК, тщательно считывая закодированный текст-приказ, поданный по «телеграфу» ДНК «буквами» из нуклеотидов, и синтезирует необходимую белковую последовательность аминокислот. Естественно, при получении текст-приказ должен быть декодирован (расшифрован). В клетке роль дешифровальщика исполняет третий вид РНК — транспортная (тРНК). Она «по совместительству» еще и возница, так как подвозит к рибосомам аминокислоты (их сборка идет на рибосоме) — мате-



Так «работают» информационная (матричная) и транспортная РНК.

риал для построения белка. Аминокислоты отделяются от тРНК и готовый белок отходит от рибосомы.

Одна и та же аминокислота может быть закодирована несколькими трехбуквенными (триплетными) «словами» — кодонами. Поэтому генетический код оказывается в какой-то степени избыточным, или, как говорят генетики, «вырожденным».

При обработке азотистой кислотой вируса табачной мозаики (ВТМ), состоящего из РНК, одетой в белковый чехол, удается получить сотни мутантов. Но ни в одном случае химикам не удалось заметить, чтобы мутация затрагивала в белковом чехле более одной аминокислоты. Иначе говоря, кодовые «слова» (кодоны) не перекрывают друг друга и «читаются» как в строке письма, но без разрывов и запятых между словами. Например, как в следующей фразе: «тоткотбылмот». Но вот что любопытно, оказывается, один ген «со всеми удобствами» способен разместиться внутри другого гена, не мешая «работать» или «отдыхать» последнему. А гены действительно могут «отдыхать», ничем себя не проявляя до поры до времени, а то и все время существования организма. Это открытие породило

сомнение в том, что генетическая информация для каждого белка всегда записана на разных и неперекрывающихся участках ДНК.

Считывание кода идет с точно определенной точки («буквы») и в одном направлении (в приведенной «модельной» фразе от «т» до «т» — «тоткотбылмот» или, допустим, от «к» до «л» во фразе «котбылбелкакмел»).

Приведенные фразы составлены из трехбуквенных слов не случайно. Триплетность генетического кода доказана работами Ф. Крика. Это значит, что каждую аминокислоту («тот», «кот», «был», «мот») кодирует группа из трех азотистых оснований.

А сколько всего может быть кодонов? Подсчитать просто. Нуклеотидов известно четыре сорта. Каждая аминокислота кодируется тремя буквами. Итак, $4^3 = 64$ кодона. А аминокислот (аминокислотных остатков белка) — всего лишь 20. Значит, часть кодонов «болтается» впустую? Нет, не так. Все кодоны в клетке кое-что да значат. Это, например, стоп-сигналы, обозначающие конец белковой цепи, поэтому их называют терминирующими (оканчивающими) кодонами.

Если ДНК состоит из кодонов, то тРНК — из антикодонов. У каждой аминокислоты — своя тРНК, у каждого кодона — свой антикодон. Поэтому-то транспортные РНК доставляют к рибосоме для сборки белка каждую аминокислоту точно в то место, какое она занимает в молекуле белка, то есть туда, где в цепи матричной РНК стоит ее кодон.

Прочтению «розеттского камня» генетики наука обязана американским биохимикам М. Ниренбергу и Г. Маттеи (1961). В одном из опытов исследователи в бесклеточную синтезирующую белок систему, выделенную из кишечной палочки, добавили полиуридилловую кислоту. При этом выяснилось, что система начала вырабатывать белок, состоящий исключительно из фенилаланиновых кислот.

Ученые заинтересовались неожиданным открытием и стали попеременно добавлять в синтезирующую среду искусственные полирибонуклеотиды с заранее известным кодовым «текстом». Каждый раз система «обеспечивала» синтез новой аминокислоты.

Снабдив каждую из 20 аминокислот радиоактивной меткой, исследователи при обнаружении радиоактивности в белковом продукте легко определяли, какие аминокислоты кодируют тот или иной полирибонуклеотид. В результате американские биохимики, а позднее и другие ученые установили своеобразный «словарь» кодовых слов.

Своими опытами Ниренберг и Маттеи вновь подтвердили справедливость основных положений генетического кода, в частности, его триплетность: для синтеза какой-либо аминокислоты ни разу не потребовался полимер, который включал бы все четыре азотистых основания. Для кодирования аминокислоты хватало трех азотистых оснований.

Но Ниренберг и Маттеи еще не знали, как синтезировать кодоны с заданной последовательностью. Впервые такую работу выполнил индийский ученый Хар Гобинд Корана, работая в одной из лабораторий в США. Он синтезировал тринуклеотиды РНК, что дало толчок к синтезу искусственных генов. Сначала синтезировали ген инсулина человека, содержащий около 200 нуклеотидов. Синтезированные полинуклеотиды с известной последовательностью «троек» в бесклеточной системе окончательно раскрыли секреты генетического кода.

Круг, напоминающий мишень для стрельбы, — удивительно рациональное изображение кода РНК, который приходилось представлять в виде громоздких неудобосуваемых таблиц. Там, где находится в мишени «десятка», обозначены первые нуклеотиды кодонов, в последующих (к периферии) — вторые и третьи. А по краю круга приведены соответствующие кодоны ами-

ку» — конец любого гена и паузу в синтезе. Ну, а стартовыми кодонами служат в зависимости от обстоятельств то кодон АУГ (соответствует метионину), то кодон ГУГ (отвечает за валин).

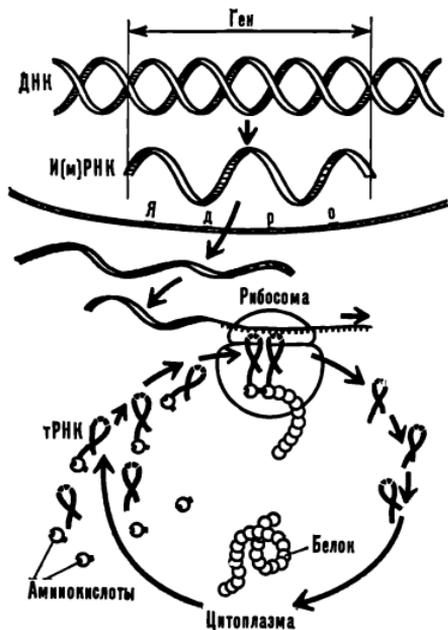
Буквенные символы расшифровываются так: Г — гуанин; У — урацил; А — аденин; Ц — цитозин.

Трехбуквенные сочетания по внешнему кругу — просто начальные буквы названий аминокислот. Например, АЛА — аланин, АРГ — аргинин, АСП — аспарагиновая кислота, ВАЛ — валин, ЛИЗ — лизин, МЕТ — метионин, ТРИ — триптофан, ФЕН — фенилаланин и т. д.

Код долгое время считали абсолютно универсальным. Гены, перенесенные из разных организмов в классический объект молекулярной генетики — кишечную палочку, четко синтезировали тот же белок, что и в материнском организме, из которого они были взяты. Сюрпризом для ученых было открытие иного кода у митохондрий (особых телец, своеобразных «энергетических станций» в цитоплазме животных клеток). Выяснилось, что они имеют свою собственную митохондриальную ДНК и отдельный аппарат белкового синтеза. Иначе говоря, митохондрии — вполне автономные образования, зависящие, однако, от «центра» — ядра клетки. Правда, исключительность кода митохондрий выражается лишь в том, что у них кодон УГА соответствует триптофану, а АУА — метионину. И только.

Считывание генетической информации начинается при расплетании двойной спирали ДНК на две нити в процессе синтеза дочерних нитей ДНК при подготовке клетки к делению. При этом последовательность оснований копируется при помощи фермента ДНК-полимеразы.

Аналогично удвоению цепочек ДНК идет и синтез рибонуклеиновых кислот, являющихся копиями соответствующих генов. От ДНК РНК отличается лишь тем, что вместо дезоксирибозы она содержит рибозу,



Так идут процессы транскрипции и трансляции.

а вместо тимина в нее входит урацил. Образование РНК (транскрипция) происходит при участии фермента РНК-полимеразы.

Двойная спираль расплетается после прикрепления РНК-полимеразы к молекуле ДНК. Начинается «сборка» гена. По мере синтеза новых цепочек РНК высвобождается с ДНК. Наконец, ДНК спирализуется и теряет актив-

тивность в отношении синтеза РНК.

Наращивание цепочек РНК в ходе транскрипции («сборки» молекулы) осуществляется, как и синтез ДНК, по принципу комплементарности. Гуаниновым остаткам в копируемой нити ДНК соответствуют цитозиновые (Ц), а адениновым — урацильные (У). Следовательно, вместо $A + Г = Т + Ц$ (или, что одно и то же, $A + Ц = Т + Г$) у ДНК, у РНК выполняется правило:

$$A + Г = У + Ц.$$

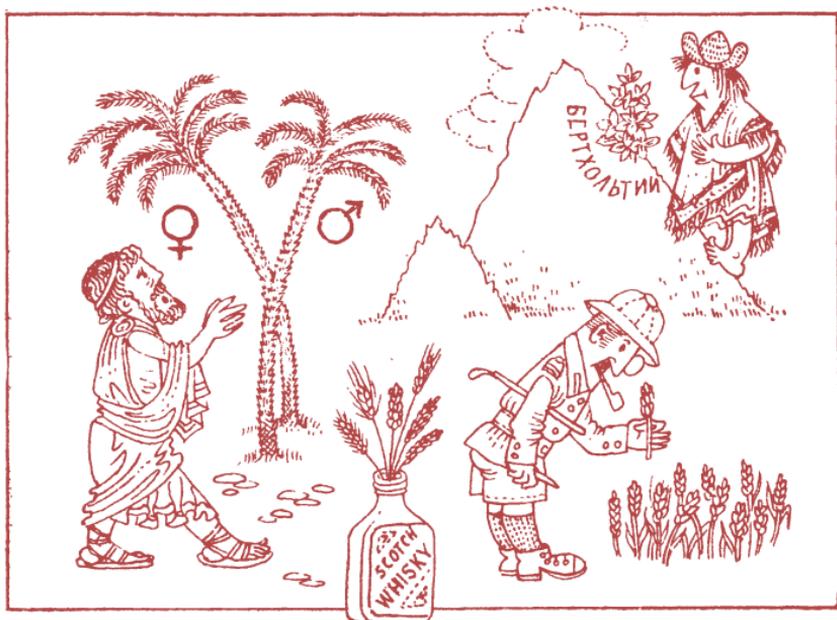
Информационная (матричная) РНК точно копирует структуру ДНК и используется для трансляции (перевода транспортной РНК) несколько раз, после чего разрушается. Рибосомы, на которых происходит «сборка» молекул белка, более долговечны, и срок их существования составляет несколько суток.

РНК может синтезироваться не только с ДНК. У РНК-содержащих вирусов и в тромбоцитах у млекопитающих молекулы РНК образуются на основе РНК.

Процесс транскрипции ДНК — РНК и последующий процесс трансляции РНК-полипептид осуществляют контроль ДНК над синтезом специфических белков в клетке, в том числе ферментов, без которых в клетке невозможны никакие реакции и не происходит синтез самих нуклеиновых кислот.

При изменении матрицы ДНК основание может выпасть или замениться другим, что повлечет за собой синтез измененной РНК, а затем и измененного белка, то есть произойдет мутация. Многие мутации приводят к полной инактивации ферментов.

Познание строения и функций генов дало начало новой отрасли прикладной генетики — генной инженерии. В сущности это целая система методов, оперирующих непосредственно генами. В ее цели входит выделение или синтез генов, «сшивание» их в цепочки в культуре клеток или тканей или непосредственно в подопытном организме, перенос гибридной ДНК в другой организм или в его геном. Ожидается, что методы генной инженерии произведут революцию в сельском хозяйстве, в промышленной микробиологии и медицине.



ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

Величайшие открытия сделаны фантастами.

К. Паустовский

Селекция появилась раньше генетики; прежде она опиралась на отбор, а со временем взяла на вооружение многие методы генетики, биохимии, физиологии и даже математики. Но для этого биологам и селекционерам предстояло открыть гибридизацию у растений.

Гибридизацией биологи называют естественное или искусственное скрещивание различающихся между собой форм. Искусственная гибридизация — один из основных приемов современной селекции. Разработке методов искусственной гибридизации способствовало

предшествовавшее развитие представлений о поле у растений.

О существовании пола у растений подозревали, вероятно, еще древние вавилоняне, умевшие искусственно опылять финиковые пальмы. Не сомневались в раздельности растений и римские ученые и философы Геродот, Теофраст и Плиний. Но смысла процесса оплодотворения и роли в нем мужских и женских цветков они не понимали, так как наделяли полом и мисерылы.

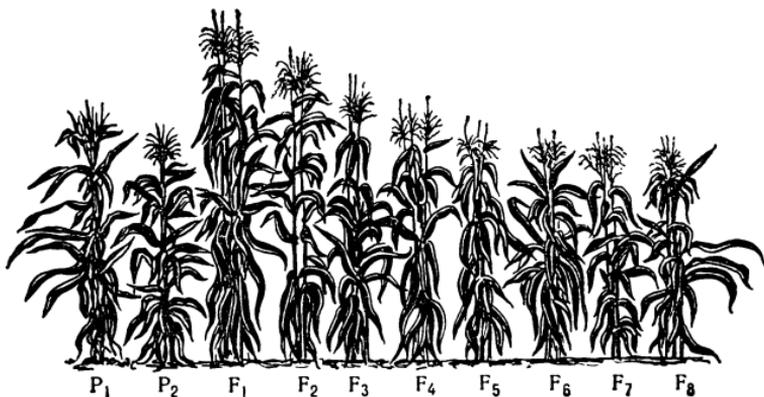
Аристотель был убежден, что в растениях женское и мужское начало не отделено друг от друга, и различал растения не по полу, а по плодovitости (плодоносящие растения — женские, не плодоносящие — мужские). Не вполне понял сущность оплодотворения и отец ботаники Теофраст, считавший, например, что плодоносная пальма может быть и мужской, и женской.

Профессору Тюбингенского университета (Германия) Рудольфу Камерариусу (1694) впервые удалось экспериментально доказать наличие мужских и женских органов у растений, используя в качестве объектов исследований шелковицу, пролесник и шпинат. Английский садовод Томас Ферчайльд был создателем первого искусственного растительного гибрида, полученного им примерно в 1717 году в результате скрещивания двух видов гвоздики. Гибрид отличался от обеих родительских форм.

К тому времени, когда были начаты широко известные опыты академика Иозефа Готлиба Кельрейтера (1733—1806), наличие пола у растений было окончательно установлено, доказана возможность и разработана методика искусственной гибридизации. Кельрейтер получил свой первый гибрид, который назвал бастардом, в 1760 году. В последующие годы он провел многочисленные успешные скрещивания, работая последовательно в Петербурге, Берлине, Лейпциге, Зульце, Кальве и Карлсруэ. К сожалению, Кельрейтер, не-



Влияние инбридинга на развитие кукурузы (1—8-й год самоопыления).



Гетерозис у кукурузы при скрещивании самоопыленных линий (P_1 и P_2) и его падение со второго поколения (F_2).

смотря на накопленный богатейший фактический материал, так и не понял значения пыльцевого зерна в процессе оплодотворения, хотя и был осведомлен о роли ветра и насекомых в опылении растений.

Зато он первым обратил внимание на биологический феномен чрезвычайной важности, играющий огромную роль в интенсификации сельского хозяйства нашего времени. Это явление гетерозиса — увеличения мощности, жизнеспособности растения или повышения продуктивности у первого поколения гибридов по сравнению с родительскими формами. Важно и то, что Кельрейтер указал на значение гетерозиса для растениеводства.

Использование эффекта гетерозиса нашло широкое применение значительно позднее. В двадцатых годах нашего столетия американский генетик Дж. Шелл, используя самоопыление у кукурузы, попробовал избавиться от вредных на его взгляд рецессивных генов. Но растения с каждым новым самоопыленным поколением становились все слабее. Стоило же их скрестить друг с другом, как гибриды (их потомство) приобрели вполне достойный вид. Наиболее экономичным оказалось скрещивание между собой четырех линий (так генетики называли потомство от многократного самоопыления) по схеме: $(A \times B) \times (C \times D)$, где буквой условно обозначена линия. У таких «двойных межлинейных гибридов» урожай зерна был на 20—30 процентов больше, чем у исходных сортов. Предварительная работа по выведению линии путем ежегодного самоопыления довольно длительная — 8—10 лет, но, если дело поставлено «на поток», вполне себя оправдывает.

Конечно, семеноводам дорогостоящей процедурой представлялась необходимость обрывания вручную метелок с пылью у материнских растений. Но и здесь им на помощь пришел генетик. Советский ученый М. И. Хаджинов в тридцатых годах ввел в лучшие линии кукурузы наследственный задаток цитоплазматич-

ческой мужской стерильности, и необходимость ломать метелки отпала. А позднее генетики позаботились и о том, чтобы сократить период получения самоопыляемых (инбредных) линий. Здесь уже сыграло свою роль явление гаплоидии — обнаружение растений с гаметическим (половинным) набором хромосом, возникающим без участия мужских спермиев. Некоторые гаплоиды естественно удваивали свой набор хромосом. Поскольку они вполне «очищены» от неблагоприятных генов, отпала необходимость в 8—10 годах самоопыления — все свершалось за один год. Затем генетики выделили опылители, которые яйцеклетку не оплодотворяют, но к развитию «без отца» ее все же стимулируют с высокой частотой удачи. Вот только «псевдоотца» пока заменить эффективно не удастся ни чужой (иного ботанического рода) пылью, ни каким-либо химическим препаратом, ни дорожной пылью (пробовали и так).

У тетраплоидов (а это организмы не с двумя, как у диплоидов, а с четырьмя наборами хромосом) их гаплоиды применяют для гибридизации и отборов на диплоидном уровне с целью быстрого достижения комплексной устойчивости к вредителям, фитофторозу и вирусным болезням, иммунные и сверхчувствительные* реакции к которым контролируются одиночными генами.

Преимущества селекции тетраплоидов на искусственном диплоидном уровне (например, у картофеля) объясняются тем, что гаметы дигаметоидов (так называют искусственные гаплоиды — диплоиды) содержат аллели в единственном числе (например, A и a), в то время как у тетраплоида могут возникнуть не два, а три типа гамет, содержащих пару аллелей (AA , Aa и

* Сверхчувствительность — тип реакции, при которой инфекция локализуется на определенных участках растения, быстро отмирающих, поэтому широко не распространяется.

aa) и соответственно при их слиянии — три типа гетерозигот (*AAaа*, *AAaа* и *Aaaa*) против *Aa* у диплоидов.

Вероятность отбора гомозигот, сочетающих два или более доминантных аллеля устойчивости на диплоидном и тетраплоидном уровнях, выражается следующими отношениями:

	У дигиплоидов	У тетраплоидов
Отбор по одному гену	$1/4 AA$	$1/36 AAAA$
» » двум генам	$1/16 AABB$	$1/1296 AAAABBBB$
» » трем генам	$1/64 AABVCC$	$1/46656$
		$AAAABBBVCCCC$
» » <i>n</i> генам	$(1/4)^n$	$(1/36)^n$

Выгода проведения отборов по менделирующим (подчиняющимся законам Менделя) признакам на диплоидном уровне очевидна. Если предположим, что селекционер ставит задачу отобрать комбинацию, сочетающую в комплексе и гомозиготном состоянии четыре доминантных гена устойчивости к болезням, то такую комбинацию он теоретически может обнаружить у диплоидов, располагая в F_2 гибридной популяцией в 256 растений, в то время как у тетраплоидов необходимо не менее 1 679 616 растений.

Одиночные гены устойчивости замечательны тем, что их можно относительно легко ввести в культурные растения и защитить последние от рас грибов, особенно досаждающих земледельцам. Вот почему искреннюю радость селекционеров вызвало обнаружение в 1953 году четырех неаллельных доминантных генов устойчивости, обозначенных символами R_1 , R_2 , R_3 и R_4 . Каждый ген наследовался независимо и подчинялся (и поныне подчиняется) менделевским законам расщепления в потомстве. Если растение не имеет ни одного доминантного гена, то его может поразить любая раса фитофторы. Чем сложнее раса, тем больший круг сортов она поражает. Так, если раса 1 поражает

только растение с фенотипами r, R_1 , то раса 1.2.4 поражает уже растения $r, R_1, R_2, R_4, R_1R_2, R_1R_4, R_2R_4$ и $R_1R_2R_4$, то есть любые растения с генотипами, имеющими в индексе хотя бы одну из цифр, символизирующих расу. Однако чем больше растение имеет R -генов, тем меньшее число рас способно его поразить. Так, фенотип R_1 поражают расы 1, 1.2, 1.3, 1.4, 1.2.3, 1.2.4, 1.3.4 и 1.2.3.4, а фенотип $R_1R_2R_3R_4$ — только раса 1.2.3.4.

Сверхчувствительная устойчивость картофеля к фитофторе, обусловленная R -генами, называется вертикальной. В 1956 году этот тип устойчивости растений на примере ржавчины льна был объяснен американским фитопатологом Х. Г. Флором на основании гипотезы «ген против гена». Он заподозрил, что у растения и паразита неаллельные (самостоятельно менделирующие), но зависящие друг от друга комплементарные гены. Устойчивое состояние, по Флору, возникает, если взаимодействующие аллели растения-хозяина и патогена (скажем, болезнетворного гриба или вируса) доминантны. Таким образом, если один из взаимодействующих аллелей находится у растения в гомозиготном рецессивном состоянии, оно заболевает. Эти далеко не дружественные отношения растения и паразита, имеющих по одной паре взаимодействующих генов, изображают так:

Паразит	Растение-хозяин		
	rr	Rr	RR
AA	+	—	—
Aa	+	—	—
aa	+	+	+

Плюс — растение восприимчиво, минус — устойчиво.

Вертикальная устойчивость к патогенам, помимо картофеля и льна, обнаружена также у ячменя, овса, пшеницы, кукурузы, томатов, фасоли, яблони и других растений.

Кроме вертикальной устойчивости, фитопатологи выделяют горизонтальную (полигенную) устойчивость

к патогенам. Этот тип устойчивости обусловлен целой системой генов, среди которых выделить столь сильные, как R-гены, не удастся. Горизонтальную устойчивость патогены преодолевают с трудом, поэтому она выше ценится селекционерами, хотя в процессе селекции труднее достижима главным образом из-за отсутствия хорошего исходного материала. Устойчивость сельскохозяйственных культур, обусловленная R-генами, к сожалению, краткосрочна ввиду легкого возникновения новых рас патогенов.

Устойчивость, обусловленная единичными доминантными генами, широко используется в селекции картофеля на иммунитет к вирусным заболеваниям. Полигенной устойчивостью к вирусам сорта картофеля за редким исключением не отличаются. Во многих странах картофелю как одному из основных продуктов питания отдают предпочтение перед хлебом, потребление которого неуклонно снижается в высокоразвитых странах. Поэтому-то рост числа вирусов, поражающих картофель в ранее «не освоенных» ими районах земного шара, и особенно бурное распространение новых штаммов крайне волнуют селекционеров, так как сводят на нет все их усилия по созданию новых сортов, защищенных доминантными генами. В непрерывной эстафетной гонке патоген — селекционер патогены неизменно побеждали.

И все-таки выход был найден прежде всего благодаря тому, что большинство наиболее вредоносных вирусов передается тлями либо цикадками. Генетиков, естественно, ранее всего заинтересовало, нельзя ли вместо того, чтобы искать генетические источники устойчивости к каждому вирусу (пусть этим продолжают заниматься фитопатологи), взять и включить в селекцию растения, устойчивые к тлям и цикадкам. А такие уже были известны.

На высоте 2—3 тысяч метров над уровнем моря на восточных склонах Анд в Боливии среди чахлах ку-

старников Качабамбы растет дикий вид картофеля бертольсии. У этого вида обнаружена очень своеобразная защита не только от тлей и цикадок, но даже от «непобедимого» колорадского жука. Дело в том, что вся ботва растения покрыта волосками, способными при соприкосновении с насекомым выделять клейкое вещество, которое либо намертво приклеивает клещиков, тлю, цикадок и личинок колорадского жука, либо связывает и ограничивает их передвижение.

Солянологи (специалисты, изучающие исключительно семейство пасленовых) давно подозревали, что бертольсии произошел от естественного скрещивания вида тариензе с каким-то другим. Возник вопрос — нет ли таких особенностей и у них? Особое внимание привлек, конечно, тариензе. Его ареал оказался шире ареала вида бертольсии. Кроме территории Боливии, он оккупировал еще заросли кустарников и кактусов северо-западной Аргентины.

А в 1971 году профессор Бристольского университета (Англия) Р. В. Гибсон обнаружил подобную особенность еще у одного вида картофеля — полиадениум, произрастающего в Центральной Мексике. Этот картофель превосходил неприхотливостью даже предыдущие два вида, поскольку рос порой на камнях, а то и просто на стенах заброшенных хижин.

Признак клейкости оказался доминантным и контролировался лишь одним геном. А главное, он достаточно легко передавался при скрещивании с другими видами потомству. Селекционеров соблазняло и то, что предварительную селекцию можно было целиком выполнить на диплоидном уровне (это диплоидные виды), вовлекая в работу ценные примитивные культурные виды картофеля или дигамплоиды (диплоиды с генотипом гаметы) столового картофеля. В этом направлении и работают ныне селекционеры Европы и Америки.

К фантастам часто относят селекционеров, берущихся совместить в одном сорте достоинства разных

ботанических видов, а то и родов. Возникновения таких форм в природе при естественном переопылении известны и местами не столь уж редки, особенно среди злаковых. Найдены естественные межродовые гибриды пшеницы с дикими злаками — эгилопсом, хайнальди-ей, пыреем, а также пшеницы с рожью.

Генетиками неопровержимо доказано, что межродовым гибридом диплоидных и тетраплоидных пшениц с видами рода эгилопс является мягкая пшеница — наш главный хлеб. Оказалось, что у мягкой пшеницы (*AABBDD*) лишь геном *AA* привнесен пшеницей од-нозернянкой, а геномы *BB* и *DD* «подарены» человечеству дикорастущими эгилопсами. И тем не менее меж-родовые гибриды в природе в целом так редки, что мо-гут рассматриваться как ботанические курьезы.

Созданию межродовых гибридов с участием пшени-цы посвятил свою жизнь наш современник академик Н. В. Цицин. Им выделены великолепные промышлен-ные сорта пшенично-пырейных гибридов, опровергнувшие мнение маловеров о возможности достичь чего-либо путем межродовой гибридизации. На наших глазах происходит становление нового искусственного рода тритикале (*AABBRR*, где *RR* от ржи) — первой зер-новой культуры, созданной человеком. По мнению спе-циалистов, в недалеком будущем она займет свое место среди ведущих зерновых и кормовых культур.

В 1970 году этой культурой в мире было занято 100 тысяч гектаров, в 1973 году площадь увеличилась в 3,5 раза, в 1975 году уже превышала 500 тысяч. В некоторых сельскохозяйственных районах земного шара по урожайности и питательным достоинствам тритикале превосходит обоих своих родителей — и пше-ницу, и рожь. Первый сорт тритикале (Амфидиплоид 1) районирован в 1976 году в СССР. Урожай тритика-ле в совхозе «Любань» Минской области превысил 82 центнера с гектара. Интересно, что первые шаги в промышленное производство тритикале совершил в

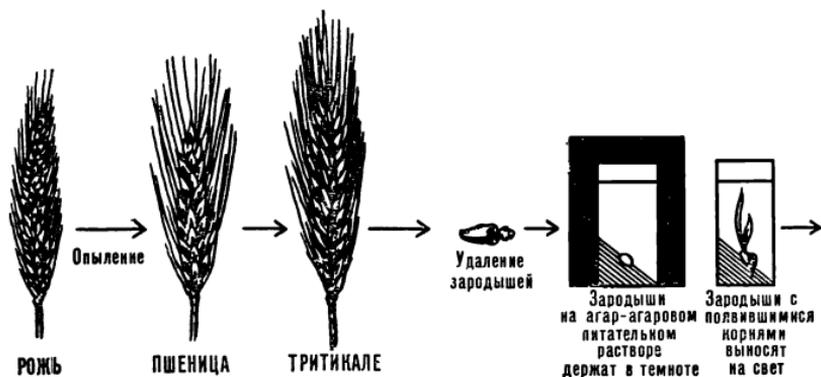


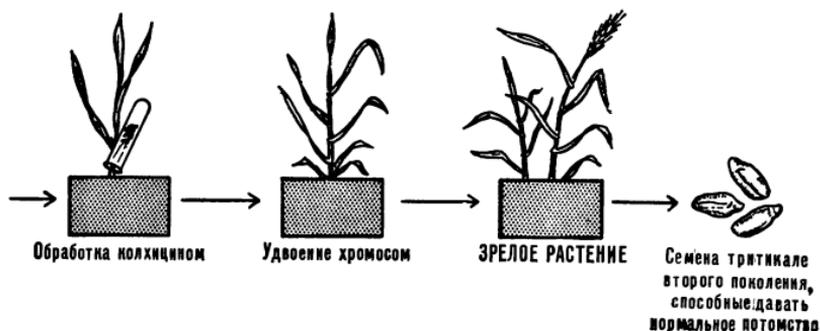
Схема получения

1961 году в Канаде в качестве культуры для производства виски.

Пионерами в выведении стабильных пшенично-ржаных гибридов в тридцатых годах были советские исследователи Г. К. Мейстер, Г. А. Левитский, Н. А. Тюмякова и В. Н. Лебедев, которые лишь по не зависящим от них обстоятельствам не сумели довести свою работу до конца. Тем не менее именно их работы явились первыми аккордами грядущего величественного гимна прикладной генетики.

Среди селекционеров-«фантастов» известны имена Н. А. Щибри и И. И. Марченко. Независимо друг от друга они предприняли дерзкую попытку по созданию многолетнего подсолнечника, размножаемого клубнями, для чего скрестили подсолнечник с топинамбуром. Попытка удалась, но, к сожалению, их топинсолнечники существенно уступали по маслячности сортам подсолнечника классика мировой селекции В. С. Пустовойта.

Более скромную цель преследовали шведские селекционеры при скрещивании топинамбура с многолетним подсолнечником железистым, дикорастущим в Арканзасе и Миннесоте (США). Они получили гибрид,



искусственного рода тритикале.

который назвали Пе-Це-Те (иногда его именуют и Топинэ). Он порастил северян гигантизмом (высота более трех метров) и более высоким, чем у картофеля, урожаем клубней, содержащим 20 процентов углеводов — фруктозы, глюкозы и инулина. Клубни новой культуры хорошо перезимовывают в почве. Урожай зеленой массы — примерно 500 центнеров с гектара — много больше, чем получают от подсолнечника на силос. Зеленую массу можно использовать на корм и в сушеном виде, что облегчает ее транспортировку и хранение.

От скрещивания терна и алычи в результате естественной гибридизации возникла слива. На Кавказе и сейчас можно увидеть дикие гибриды этих видов. Советский ученый В. А. Рыбин повторил эксперимент природы и получил синтетический вид с явными признаками сливы. Среди семенного потомства ученым выделены морозостойкие и быстрорастущие клоны.

Вишня обыкновенная (так ее называют ботаники) — также продукт межвидовой гибридизации в природе. Она появилась в глубокой древности от скрещивания черешни со степной вишней — неказистым ку-

старничком, не превышающим 1—2 метров. «Опыт» природы удачно воспроизвели английские ученые Е. Олден и Н. Нибон. А вот И. В. Мичурин пошел иным путем, скрестив вишню пенсильванскую — очень морозостойкий в отличие от привычной нам вишни вид — с черемухой и синтезировал новый род, названный по латыни и по-русски церападусом. Лишь много позднее обнаружилось, что церападусы чуть иначе самопроизвольно возникают на Памире.

Блестящие работы по созданию ценных пород межвидовых и межродовых гибридов сливы, вишни, черешни, абрикоса, миндаля выполнены в СССР И. В. Мичуриным и его последователями — И. Н. Рядовым, К. Ф. Костиной, С. Ф. Черненко, А. А. Жаворонковой, Х. Е. Еникеевой, А. Н. Веньяминовой, Н. Н. Тихоновой, Н. В. Ковалевой и другими.

Чрезвычайно трудной, однако успешно завершившейся была работа английских селекционеров по гибридизации дикорастущего диплоидного вида ежевики без шипов с тетраплоидной культурной ежевикой, отличавшейся необыкновенно вкусными плодами, но крайне позднеспелой. Вначале исследователям повезло: случайно была найдена ежевика без шипов. Но, несмотря на многочисленные усилия скрестить эти два вида, удалось получить всего лишь четыре сеянца F_1 и, увы, все с шипами. Ко всем напастям три из них были триплоидами (с тремя наборами хромосом) и соответственно семян не дали. Но зато последний сеянец, наконец, обрадовал. Он оказался фертильным (плодоносящим) тетраплоидом. Когда дождалась плодоношения, посеяли и вырастили новое потомство, было обнаружено, что 37 растений без шипов, а 835 несут шипы. Из первых отобрали одно и, чтобы избежать депрессии, скрестили с культурным, но колючим сортом. В новом потомстве на каждые три растения с шипами пришлось по одному без шипов. Из бесшипных селекционерам приглянулось только одно растение. Оно-то и стало

родоначальником знаменитого английского сорта Мер-тон Торнлесс.

Любимая всеми садовая земляника (ее у нас часто неправильно называют клубникой) произошла от гибридизации земляники чилийской (вообще-то она обитает от Аляски до Патагонии) с земляникой виргинской. И хотя предки ее «американцы», выведена она все же в Европе. В Великобритании в 1819 году Найтом и Кином был искусственно получен межвидовой гибрид, названный в честь одного из авторов Кином.

Очень часто применяют межвидовую гибридизацию в селекции винограда. Пожалуй, даже чаще, чем у картофеля, у которого этот метод селекции является основным (картофель как культуру в Европе от фитофтороза спасло использование в гибридизации дикого вида демиссум). У винограда известны двух-, трех- и даже четырех- и пятивидовые гибриды. Прославленный сорт Дюшес — трехвидовой гибрид, а сорт Вагала — пятивидовой. Предпочитаются, однако, более «простенькие» межвидовые гибриды; у них в меньшей степени проявляются недостатки диких видов. Благодаря включению в селекцию диких видов созданы сорта, устойчивые к поражению филлоксерой и другими вредителями.

Кстати, этот путь селекции винограда открыл И. В. Мичурин. Он первым в мире получил сорта, используя дикие виды. Среди них Буйтур, Арктик и сорт с несколько пугающим названием — Металлический. Другой советский селекционер Н. Н. Тихонов, применив методы И. В. Мичурина, создал межвидовые гибриды промышленного значения для Дальнего Востока.

Широко использовал межвидовую гибридизацию американский селекционер Лютер Бербанк (1849—1926). Пожалуй, одним из самых примечательных его достижений, почему-то почти не упоминаемым его биографами, было создание четырехвидового гибрида карликового съедобного скороспелого каштана, дающе-

го плоды уже на второй год после посева. Вероятно, в селекции древесных пород это единственный пример яркого эффекта селекции по выведению скороспелой формы.

Бессчетное число межвидовых гибридов известно у мандарина. Очень ценными признаны грузинские гибридные сорта помпельмусоидов (мандарин Уншиу × помпельмус), естественные и искусственные гибридные сорта Вьетнама, Индии, Китая и Японии: танжело (мандарин × грейпфрут), тангоры (мандарин × апельсин), цитрандарины (мандарин × трифолиата), каламондин (мандарин × кумкват).

Лимон с другими видами цитрусовых скрещивается не так просто, но тем не менее и его удалось принудительно «сочетать браком» с иными видами. Свидетельством тому лимонанжи (лимон × апельсин), лимонаймы (лимон × лайм), лимондарины (лимон × мандарин). Из всего этого обилия цитрусов жители среднего пояса знают лишь небольшую часть. Культуры очень нежные, не все они могут расти в нашей стране, ведь их родина — тропические влажные леса.

И все же рекордисты среди растений по количеству межвидовых гибридов не цитрусовые, а табак (в основном благодаря американцам, определенно тяготеющим к самому-самому). Только в одном Калифорнийском ботаническом саду проведено 682 межвидовых скрещивания разных видов табака.

Советский селекционер и генетик М. Ф. Терновский широко пользовался в селекции табака межвидовой гибридизацией. Благодаря этому табак как культура был спасен в Краснодарском крае. М. Ф. Терновскому была присуждена высшая из установленных в Советском Союзе премий — Ленинская.

В основном путем межвидовой гибридизации эволюционирует род эвкалиптов. Этим же путем следуют селекционеры. Широко распространяются трехвидовые гибриды. В СССР пользуется успехом как наиболее

морозостойкое второе поколение (F_2) межвидовых гибридов эвкалипта.

Межвидовые и межродовые сорта-гибриды — равная заслуга прикладной генетики и селекции. И все-таки не эти сорта прославили названные науки в последние десятилетия. Подлинной сенсацией было создание американским генетиком и селекционером лауреатом Нобелевской премии Норманом Борлоугом короткостебельных пшениц свержинтенсивного типа.

А началось все со случая (вот пример случая, переходящего в необходимость). Борлоуг обнаружил в коллекциях пшениц в США и Международного селекционного центра зерновых культур в Мексике необычайно низкорослую пшеницу, случайно попавшую туда из Индии. Ученый использовал ее в селекции на неполегаемость. Ведь раньше значительные дозы азотных удобрений, вносимых в первую очередь под пшеницу, шли на рост стебля. Вот и получалось — соломы много, а зерна — не очень. А новые карликовые и полукарликовые пшеницы Борлоуга направляли азот главным образом на формирование и налив зерна.

Еще одна карликовая на этот раз японская пшеница была уже известна ученым, но по-настоящему ее «взял в оборот» Борлоуг, обнаруживший у пшеницы целых три гена карликовости. Замечательный селекционер вывел превосходные яровые карликовые и полукарликовые сорта пшеницы, вскоре «окупировавшие» не только Мексику, но и многие тропические и субтропические страны мира. Урожай благодаря новым пшеницам Борлоуга и выведенным на их основе (в Индии путем экспериментального мутагенеза) удвоились и даже утроились.

Первые советские полукарликовые сорта пшеницы Полукарликовая 49 и Одесская полукарликовая заполучили гены карликовости от выведенных академиком П. П. Лукьяненко Безостая 1 и мутанта Краснодарский карлик. Вслед за ними на поля пришли созданные в

последние годы Донская полукарликовая, Донская безостая, Зирка, Проминь, Мироновская низкорослая и другие высокопродуктивные сорта, имеющие укороченную соломинку, устойчивые к бурой ржавчине. Очень хорошие результаты показал в госсортиспытании новый короткостебельный сорт озимой твердой пшеницы.

Гены короткостебельности позволили создать сорта высотой 110—115 сантиметров, устойчивые к полеганию и способные давать 50—60 центнеров зерна с гектара. На значительных площадях возделывается в СССР первый районированный сорт короткостебельной озимой ржи Чулпан, дающий 45—84 центнера зерна с гектара.

Ныне доказано, что рационально возделывать не только низкорослые пшеницы и рожь, но и рис, ячмень, овес, просо и даже сорго и кукурузу на зерно. Вот сколько новых типов полезных растений «подарили» генетики в содружестве с селекционерами сельскохозяйственному производству.



ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ ЖИВОТНЫХ

От дурного семени не жди хорошего племени.

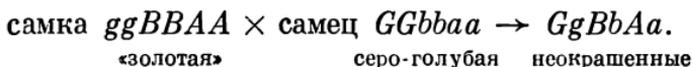
Поговорка

Генетики и селекционеры, занимающиеся животными, выбрали себе гораздо более трудную работу, чем растениеводы. Если агроном освобождается от ненужных объектов быстро, то животновод не может вывести из стада даже паршивую овцу пока, образно говоря, не получит от нее клока шерсти.

А чтобы определить, хорошее животное или плохое, нужно ждать, пока оно вырастет и начнет давать продукцию. На это уходит несколько лет. Правда, есть и среди животноводов специалисты, которым «повезло». Это рыбоводы.

Коэффициент размножения рыб таков, что иной селекционер-растениевод может только позавидовать, а о зоотехниках и говорить нечего. Еще бы, если даже забыть о скудном приплоде домашнего скота, то и по эффективности использования кормов рыбы значительно превосходят крупный рогатый скот и мало уступают свиньям. Имея дело с таким благодатным объектом, рыбоводы добились больших успехов (да и золотая рыбка им помогла).

Хорошо известно, что инбридинг (самооплодотворение или близкородственное разведение в течение нескольких поколений) отрицательно сказывается на росте не только растений, но и животных. У карпа, например, он снижает темп роста. Избежать этого как раз и можно при помощи золотой рыбки. «Золотая» окраска карпа обусловлена геном g , а голубая и серая — генами b и a . Если эти две группы карпов скрестить, то они дадут более жизнеспособное и быстрорастущее неокрашенное гибридное потомство:



Гены g , b и a — рецессивные (так называемые маркерные гены). Они свидетельствуют об относительно слабых возможностях их обладателей. Иное дело гетерозиготы $GgBaAa$. Вот этих гетерозиготных неокрашенных карпов еще мальками можно отобрать и пустить в пруд для нагула.

Эффект гибридной мощности, или гетерозиса, в животноводстве часто наблюдают при скрещивании разных видов, рас, форм и пород животных, что широко используют. В рыбоводстве гетерозис еще в тридцатые годы текущего столетия был замечен при скрещивании волжского сазана и культурного карпа.

Гетерозис наиболее ярко заметен у трехлетних гибридов шип × осетр, но поскольку гибриды растут быстрее исходных форм и в двухлетнем возрасте они

весят больше. По М. П. Борзенко (1950), средняя масса гибридов составляет 1830 граммов, в то время как шипов — 350, а севрюги — 280 граммов. Гибриды созревают в половом отношении в возрасте от 5 до 12 лет, а шип и севрюга не ранее 12—14 лет. Это ли не акселерация! И шип, и осетр хорошо скрещиваются между собой.

Но вот еще что оказалось любопытным. Материнское влияние у гибридов оказывается сильнее отцовского. Известно, что шип трехлетнего возраста по темпу роста превосходит осетра. Если материнская форма — шип, то и гибриды растут лучше тех, у которых мать — осетр. По материнской линии наследуются поведение гибридов, их реакция на свет (фотореакция) и температуру, охранительная реакция — внезапное замирание на месте («животный гипноз»), двигательная активность, возбудимость при недоедании (так называемая пищевая возбудимость). «Матриархат» в наследовании определенно господствует также и у межвидовых гибридных популяций: сибирский осетр × стерлядь. Более того, скорость и прочность полученных «знаний» (закрепление условных рефлексов) наследуются по материнской линии. В статье М. А. Андрияшевой «О применении цитофизиологического метода при исследовании гибридов рыб» (1969) указано, что даже «устойчивость гибридной формы (речь идет о гибридах белуги со стерлядью. — Ю. Л.) к действию этилового спирта совпадает с устойчивостью материнской...».

К сожалению, секрет такого материнского влияния на межвидовых гибридных рыб и его генетический механизм по сей день не ясны.

Межвидовая гибридизация рыб — важный шаг в решении проблемы повышения продуктивности прудового хозяйства, ведь рыба — ценный пищевой продукт. Однако на массовый выпуск межвидовых гибридов рыб в естественные водоемы, в особенности гибри-

дов лососевых и осетровых, наложено вето, поскольку это может повести к прекращению естественного размножения. Во всяком случае, именно так решили участники Первого Всесоюзного научного совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб.

Выдающийся зоотехник-селекционер М. Ф. Иванов был пионером отечественной отдаленной гибридизации сельскохозяйственных животных. Скрестив дикого барана-муфлона с мериносами типа рамбулье, он создал горного мериноса. Правда, автор новой породы не раз сожалел, что выбрал в качестве исходного животного одного из наиболее мелких видов диких баранов. Исправить свою ошибку он уже не успел, но она была учтена в дальнейшем. Генетик-растениевод Н. И. Вавилов в начале тридцатых годов предложил совместно с Я. Я. Лусом поставить опыты по гибридизации архара с домашними овцами. Опыты были начаты, но прерваны. В 1934 году за решение задачи взялся Н. С. Бутарин с коллегами, который путем сложной гибридизации довел работу до конца, создав новую породу тонкорунных овец мясо-шерстного направления, утвержденную в 1950 году под названием «казахский архаромеринос». Бараны-производители этой породы весят 150 килограммов, а матки — до 90.

В результате скрещивания дикого кабана с породами домашней свиньи создана группа свиней казахская гибридная мясо-сального типа. От дикого кабана она унаследовала высокие ноги, компактное туловище. Взрослые хряки весят до 370 килограммов, матки — 230. На каждый килограмм прироста животные потребляют меньше корма, чем их домашние сородичи. Дегустационная комиссия, попробовав мясо сначала в вареном, а потом и в жареном виде, признала, что у гибридных свиней оно постнее, ароматнее и приятнее на вкус. Ко всему гибридные свиньи в условиях Юго-Восточного Казахстана, как и ожидалось, не страдали ни от жары, ни от холода. Но вот еще что интересно —

стоит казахские гибриды скрестить со свиньями крупной белой или эстонской беконной пород, как плодовитость и крупноплодность помесей F_1 повышаются. С участием дикого кабана и домашней свиньи выведена также породная группа белорусских черно-пестрых свиней.

В Аскании-Нова скрещиванием красного степного скота с зебу создана гибридная группа животных, отличающаяся высокой жирностью молока, а в Узбекистане гибридизацией остфризов с зебу — высокопродуктивные жирномолочные гибриды, приспособленные к жаркому климату. На Горно-Алтайской опытной станции выводится новая порода жирномолочного скота на основе скрещивания яка — аборигенного вида Алтая и Монголии — с сибирским и симментальским скотом и яка с другими породами скота.

Небезынтересно, что при скрещивании крупного рогатого скота с яками, а также зебу с яками гибридные самки всегда плодовиты, а самцы бесплодны. А вот у птиц все наоборот. При отдаленных скрещиваниях самки обычно погибают на эмбриональной стадии или вскоре после вылупления, а выживающее гибридное потомство состоит сплошь из самцов. Вероятно, дело все же не в «силе» того или иного пола гибридов, а в том, что у млекопитающих гомогаметны самки (они обладают одинаковой парой половых хромосом — XX; самцы же «побогаче» — у них XY), у птиц гомогаметны самцы. Таким образом, гомогаметный (XX) или гетерогаметный (XY) наборы равно ответственны как за функционирование гибридов в качестве мужских или женских особей, так и за их жизнеспособность на ранних этапах развития.

И все же загадка жизнеспособности не может быть решена лишь на основе половых хромосом. За группы крови, например, ответственность несут иные хромосомы (их называют в отличие от половых аутосомами). В этом плане интересны опыты американских ученых

С. П. Аллена и Д. Дж. Гилмора (1962), которые скрещивали петухов, гомозиготных по группе крови В-21, с курами, гомозиготными по группам В-13 и В-14. Выяснилось, что гетерозиготное потомство группы В-21 — В-14 по выводимости, сохранности молодняка и яйценоскости несушек превосходило вторую гетерозиготную группу В-21 — В-13. Это исследование, основанное на иммуногенетическом подходе к выявлению сочетаемости родительских пар, повлекло отказ от дальнейшего промышленного использования кур с группой крови В-13. В нашей стране установлено преимущество по плодовитости свиней, гетерозиготных по системе группы крови G.

Антиген *M* в эритроцитах некоторых пород немецкого скота определенно обуславливает снижение удоев коров в первую лактацию (на 332 килограмма против удоев полусестер, у которых антиген отсутствует). Этот же антиген отрицательно коррелирует (корреляция — взаимная связь) с убойной массой у итальянского скота. А вот коровы с фактором *G* при отсутствии антигена *B* дают на 690 килограммов молока больше, чем их сверстницы с антигеном *B*, но без гена *G*.

Исследование состава крови у внутривидовых гетерозисных помесей и гибридов разных видов животных обнаружило у них более высокие показатели окислительных свойств крови. Вообще у гетерозисных животных и растений часто наблюдают более высокий уровень всех основных процессов обмена веществ.

Замечено еще одно любопытное обстоятельство. У животных гетерозис в наибольшей степени проявляется при удачном подборе родительских пар именно по показателям, которые прежде всего «страдают» от инбридинга. Кстати, они же, эти показатели и признаки, характеризуются низкими коэффициентами наследуемости, то есть главным образом зависят от влияния неаддитивных (неоднозначно действующих) неал-

лельных генов. Признаки, менее поддающиеся или не поддающиеся всем пагубным последствиям инбридинга, как правило, имеют высокие коэффициенты наследуемости и обусловлены в основном влиянием аддитивных (действующих в одном направлении) полимерных (множественных) генов. Вместе с тем у животных признаки с невысоким коэффициентом наследуемости отличаются сильной степенью взаимодействия «генотип \times среда». Иначе говоря, оценки по этим признакам весьма различны в неодинаковых условиях содержания животных.

При инбридинге гетерозиготность сохраняется (можно сказать «консервируется») в первую очередь по генам, контролирующим жизнеспособность. Именно по этой причине никогда не будут, вероятно, созданы истинно «чистые линии», гомозиготные абсолютно по всем генам. Они, скорее всего, не выживут.

В целом же, конечно, не любые наследственные различия родителей обуславливают жизнеспособность или положительный гетерозис. В одном из опытов, например, потомство мышей от скрещивания инбредных линий оказалось втрое более чувствительным к раковым опухолям, нежели родители, то есть втрое менее жизнеспособным (отрицательный гетерозис).

Вообще в животноводстве «глубокий» (длительный) инбридинг для создания линий и линейных пар нередко оказывается недостижимым или нерентабельным из-за низкой жизнеспособности линейных животных. Не ясен вопрос о перспективности использования и топкроссов — скрещиваний сильно инбридированных производителей с неродственными им неинбредными матками.

Интересные генетические исследования ведут генетики-звероводы. В СССР уже сейчас в клетках содержат несколько миллионов пушных зверей. От них получают львиную долю всей продаваемой пушнины. Мутагенез в звероводстве — основная статья дохода.

Шкурки мутантов пользуются наибольшим спросом на международном меховом рынке.

Велика заслуга селекционеров в выведении разнообразных цветковых форм норок, встречающихся в диком состоянии в основном коричневой окраски. Сейчас среди клеточных норок известны белая, хедлунд, паломино, сапфировая, соклотпастелевая, серебристо-голубая, ампалосеребристая и другие цветковые формы (свыше 100 вариантов). Для удовлетворения требований капризной моды селекционеры могут быстро менять направление селекции и поставлять на рынок меха нужной окраски. Так, в США за короткое время было создано 8—10 цветковых форм бобра. У нас тоже появились «новинки» — белая нутрия, платиновая и беломордая лисицы.

Генетическая и фенотипическая связь со свойствами поведения животных впервые показана в последнее десятилетие новосибирскими генетиками Д. К. Беляевым и Л. Н. Трутом. В этом же плане ученые США работают с дельфинами, которых надеются использовать для утилитарных целей.

Классические работы Б. Л. Астаурова и Н. А. Струнникова буквально потрясли селекционеров изяществом и простотой решения сложнейшей задачи — прямого вмешательства в глубинные процессы внутри ядра клетки. Применяв специальные методы воздействия на яйцевые клетки, Б. Л. Астауров разработал способы получения «мальчиков» и «девочек» у тутового шелкопряда по своему желанию. А Н. А. Струнников при помощи рентгеновского облучения переместил участок одной из хромосом с определенными генами на занимающую особое положение в хромосомном комплексе половую хромосому. Таким путем шелкопряд и заплучил меченную по полу хромосому. Меченные по половой хромосоме самки откладывали половину белых яиц, а половину — темно-серых. Из первых (а их легко отделить) выводятся только самцы, дающие на

20—30 процентов больше шелка, чем самки. Пожалуй, это единственный случай, когда «женоненавистничество» принесло прекрасной половине человеческого рода осязаемую и несомненную пользу.

Роль экспериментального мутагенеза пока не очень велика в селекции теплокровных животных (это не касается рыб и других быстро и обильно размножающихся относительно мелких животных). Но с разработкой искусственного осеменения и методов сохранения спермы и здесь открываются широкие возможности для использования мутагенеза.

Отныне и от мертвого животного можно получить новое поколение. Так, Н. С. Бутарин, включив в работу по селекции сперму убитых охотником диких архаров, «привил» породе грузинских полутонкорунных овец новые качества шерсти и мяса.

Разработаны методы определения и регулировки пола у животных. Его можно установить по количеству полового хроматина в клетках на стадии бластоцитов — однослойной стадии развития зародыша. Ну, а дальше остается только трансплантировать яйцеклетку выбранного пола и избранных родителей в матку любого животного того же вида. Так, высокопородного жеребенка можно получить и от рабочей лошади.

На очереди у генетиков-животноводов исследования по преодолению нескрещиваемости видов и родов и восстановление плодовитости отдаленных гибридов, по внутри- и межвидовой трансплантации тканей и яйцеклеток, длительному сохранению спермы и яйцеклеток в искусственных условиях или в организме малочувствительных животных. Ближайшая задача — раскрытие закономерностей генетической совместимости гамет, плода и материнского организма.

Вся эта деятельность направлена на то, чтобы обеспечить человечество как можно большим количеством самых ценных продуктов питания, а их, как известно, получают от животноводства.

Надо сказать, что за последнее время генетики многое сделали для решения пищевой проблемы, причем не только благодаря достижениям в животноводстве или растениеводстве. Внимание ученых привлек еще один чрезвычайно интересный объект — микроорганизмы.

Долгое время резонно полагали, что в клетках каждого организма может содержаться только своя «собственная» ДНК со строгой, свойственной конкретному микроорганизму, животному или человеку (в норме это так и есть) последовательностью нуклеотидов. Но вдруг выясняется, что ДНК-бактерии можно ввести в хромосомы растения, причем возникающая гибридная ДНК способна к транскрипции в новом хозяине бактериальных работоспособных генов. Оказалось очень удобным использовать для «хищения» частей ДНК из клеток бактерий фаги — бактериальные вирусы, которые при внедрении в клетки нового хозяина, например растения, могут встроить «выкраденную» генетическую информацию в хромосомы избранного генетиком или селекционером организма. Еще ранее было известно, что генетическая информация вируса успешно работает в клетках человека.

Воодушевленные этими открытиями, генетики смогли доказать, что каждую клетку любого организма можно реконструировать при помощи генов бактерий и вирусов. Микроорганизмы, сказали они, могут сыграть выдающуюся роль в селекции высших растений и животных, тем более что на селекцию самих микроорганизмов благодаря гибридизации, использованию мутагенов и, главное, исключительно быстрому размножению уходит гораздо меньше времени, чем на селекцию растений, не говоря уже о животных. Еще бы! Для выведения, допустим, сорта пшеницы требуются годы,

а для создания необходимой формы микроорганизма — месяцы, редко — 1—2 года. Уже сейчас получены мутанты микроорганизмов, обладающие способностью к сверхсинтезу таких аминокислот, как аргинин, лизин, треонин, глютаминовая кислота, триптофан, фенилаланин и другие, к повышенному образованию витаминов или провитаминов (В₁, В₂, В₆, В₁₂, эргостерол, витамин А и иные), лимонной кислоты. Мутанты азотобактера (азотфиксирующих бактерий) не только энергичнее поглощают азот и снабжают фиксированным азотом растения, но и способны резко стимулировать их рост.

Набор мутагенов для микроорганизмов у генетиков и селекционеров достаточно велик: ультрафиолетовые лучи, ионизирующая радиация, нитрозометилмочевина, этиленмин, нитраты, акридиновые краски и прочее. Установлено, что наиболее эффективна неоднократная обработка микроорганизмов малыми дозами мутагенов. Полученные мутанты к тому же можно длительно сохранять без «подкормки» в обезвоженном (лиофилизированном) состоянии или при низкой температуре в жидком азоте.

Большие перспективы открыла генетика в селекции дрожжевых организмов — одноклеточных грибов. А ими, как известно, человек пользуется с незапамятных времен. Вино, например, умели делать ассирийцы за 3500 лет до нашей эры. Вавилоняне, хотя и не имели никакого представления о ферментах и дрожжах, тем не менее использовали их для осоложивания при пивоварении. Только в 1680 году Антоний ван Левенгук разглядел в микроскоп овальные клетки дрожжей, а спустя еще 150 лет Луи Пастер убедился, что дрожжи — живые организмы, вызывающие алкогольное брожение.

Дрожжи не только обеспечивают человека пивом, спиртом, алкогольными и «безалкогольными» (спирт и в последние входит) напитками, но и применяются

в хлебопекарной и пищевой промышленности, кормопроизводстве, для получения витаминов (особенно комплекса В), белково-витаминных концентратов, аминокислот, нуклеиновых кислот, ферментов и других веществ. Генетические методы в селекции дрожжей являются основными.

Для производства спирта и хлебопекарных дрожжей промышленность использует мелассу — побочный продукт сахарного производства и зерно-картофельное сырье. Меласса содержит около 50 процентов углеводов, в основном сахарозы. Спиртовые и хлебопекарные расы дрожжей сбраживают ее хорошо, а вот другой углевод мелассы — рафинозу (содержание от 0,2 до 2 процентов) — лишь на треть.

Пищевая промышленность обратилась за помощью к генетикам и химикам. Химики установили причину недостаточной «работоспособности» дрожжей, обнаружив, что применяемые расы не имеют фермента мелибиазы, нужного для полного сбраживания рафинозы.

Генетики решили скрестить два вида дрожжей сахаромицез. Скрещивание пришлось повторять неоднократно, но все же в пробирках, наконец, появились два межвидовых гибрида, которым генетики дали номера 67 и 73. При помощи этих гибридов на заводах начали сбраживать 70—75 процентов рафинозы в мелассе против прежних 30.

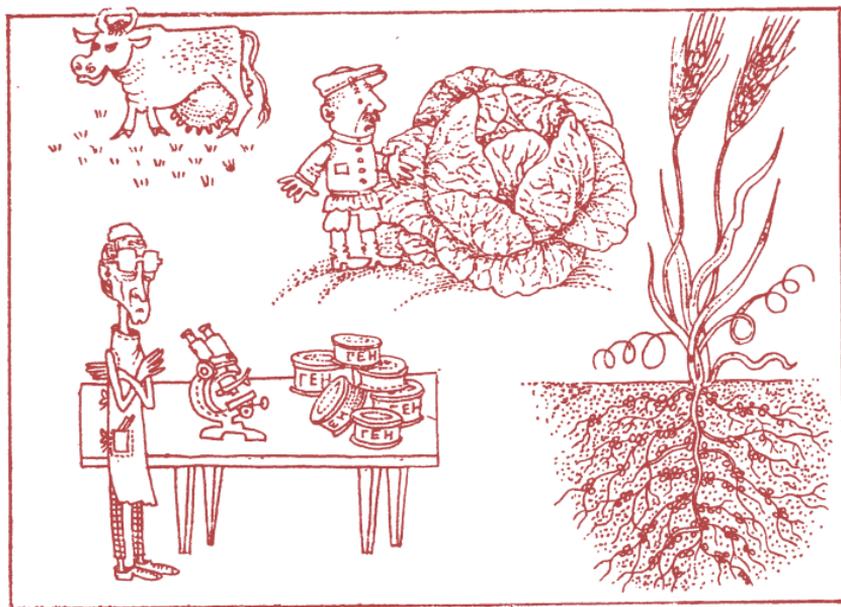
В промышленности спиртовые дрожжи после сбраживания ими мелассы часто сепарируют (очищают) и применяют уже в качестве хлебопекарных прессованных дрожжей, так как их стоимость вдвое дешевле хлебопекарных дрожжей, получаемых на специализированных дрожжевых заводах. Однако дрожжи со спиртозаводов имеют недостаточную мальтазную активность, что снижает их хлебопекарные качества. Генетики (они же и селекционеры) скрестили ранее полученные межвидовые гибриды, полностью сбраживающие рафинозу, с хлебопекарными расами и таким

путем создали новые гибриды со значительно повышенной мальтазной активностью, не снижающейся после спиртового брожения в мелассе.

Дрожжам в питании человечества биологи придают большое значение. Предполагается, что в ближайшие 30 лет народонаселение планеты увеличится с 3,5 до 7 миллиардов, а это значит, что и производство продуктов питания по крайней мере должно удвоиться. Чтобы справиться с такой задачей, необходимо использовать все средства, ввести в действие все ресурсы, в том числе и использование дрожжей.

Современная дрожжевая установка на 5 тысячах квадратных метрах за год может обеспечить выход 100 тысяч тонн сухих дрожжей или, иначе говоря, дать столько же белка, сколько получают от сои, собранной с площади посева 90 тысяч гектаров плодородной пахотной земли. Одна беда — людей не заставишь питаться сухими дрожжами, избалованный вкус человека слишком требователен к пище.

Пока у нас дрожжи употребляют в качестве ингредиентов сухих супов и других готовых полуфабрикатов, пользующихся в последние десятилетия повышенным спросом у населения повсеместно. Но ученые уже на пути к «синтезу» на основе дрожжей бифштексов, которые по вкусу, питательности и аромату смогут конкурировать со своими натуральными аналогами из мяса.



ГОРИЗОНТЫ ГЕНЕТИКИ

Аще где в книге сей грубостию моей пропись или небрежением писано, молю вас: не зазрите моему окаянству, не клените, но поправьте, писал бо не ангел божий, но человек грешен и зело исполнен неведения.

Обычно принятая форма предисловия переписчиков книг XVI—XVII веков

Селекция была и остается более искусством, чем производством, базирующимся на строго научной основе. Интуиция селекционера и удача, безусловно, и впредь будут играть роль в выведении сортов и пород. Николай Иванович Вавилов и его сподвижник Петр Михайлович Жуковский хорошо понимали необходи-

мость комплексных генетических исследований и тесной связи с генетикой таких отраслей биологии, как цитология, биохимия, физиология, зоология, ботаника, селекция и обязательность математического базиса для биологии. Ими и такими выдающимися биологами, как Н. К. Кольцов и А. С. Серебровский, намечены будущие маршруты изыскательских партий генетиков. Попробуем и мы пройтись по современным и грядущим маршрутам генетики и попытаться заглянуть за видимый на данном этапе развития генетики горизонт.

Прежде всего от прикладной генетики селекционеры ожидают новых методов и приемов для селекции на гетерозис (назовем это задачей № 1). Чтобы четче разобраться в причинах и явлениях гетерозиса высших организмов, генетики предложили метод гаплоидии, а для закрепления гетерозиса и преодоления нескрещиваемости видов и родов — экспериментальную полиплоидию. В селекции картофеля и других естественных полиплоидных сельскохозяйственных культур эти методы используют уже довольно широко, а порой — и глубоко.

«Секрет» гетерозисного эффекта, скорее всего, окажется совокупностью секретов; эффект, видимо, зависит от групп и генетического содержания особей (их генотипа), видов и родов, равно и условий содержания микроорганизмов, растений и животных на определенных этапах их развития или искусственного стимулирования.

Эффект «удачи» играет не последнюю роль в возникновении выдающихся сортов. Примером может быть сорт картофеля Лорх, очень распространенный в нашей стране. Он получен в результате коллективной работы сотрудников Корневской селекционной станции (Московская область), проводивших скрещивания сортов Свитезь (Польша) и Смысловский. Указанная комбинация скрещивания повторена сотни и тысячи раз десятками селекционеров, но более не дала ни одного

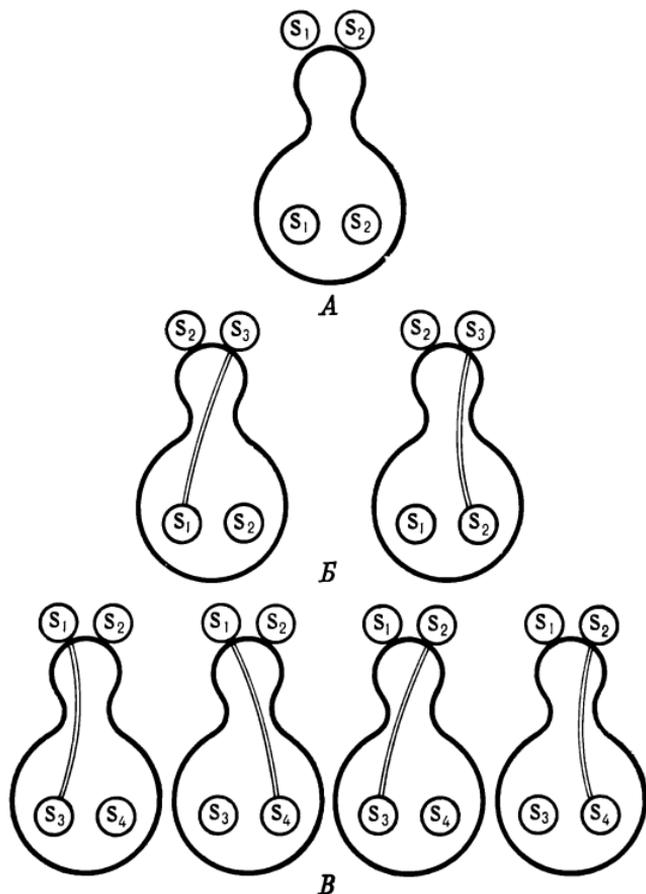
сорта, хотя бы близко приближающегося по своим достоинствам и урожайности к первому советскому сорту картофеля, районированному в 1931 году.

В качестве еще одного примера назовем сорт пшеницы Кавказ. Его автор П. П. Лукьяненко (1970) не подозревал, что одним из родительских компонентов его сорта была рожь. Это вскрыл на основе дифференциального окрашивания хромосом Д. Меттин из университета имени М. Лютера в Галле (ГДР).

Если рассматривать окрашенные хромосомы под микроскопом при достаточно сильном увеличении, то не так уж трудно специалисту разглядеть на хромосомах поперечные полосы. Для каждого вида их расположение и расстояние друг от друга столь же характерно, как рисунок отпечатков пальцев у людей. По полосам хромосом и их «облику» можно узнать, каким видам и родам они принадлежат. Вот Меттин подобно криминалисту и раскрыл неизвестного соучастника сорта, зафиксировав в протоколе «следствия по делу сорта Кавказ», что в одну из пшеничных хромосом попала половинка хромосомы ржи.

Цитогенетики добились определенных успехов при использовании метода дифференциальной окраски хромосом сельскохозяйственных культур красителем Романовского — Гимза, окрашивающего более интенсивно блоки гетерохроматина. Различия в структуре и распределении гетерохроматина по длине хромосом столь велики, что позволяют, например, отличать хромосомы пшеницы от хромосом ржи у тритикале даже в метафазе и анафазе мейоза, что крайне трудно для анализа. Метод позволил «изобличить» тайное и неведомое порой даже авторам сортов участие ржи не только в сорте Кавказ, но и в других известных сортах пшеницы: Безостая 2, Аврора, Ловрин 10, Ловрин 13, Виннетоу. Новый метод, ожидается, позволит установить корреляционные связи между структурными вариантами хромосом и полезными признаками.

Если, помимо полос хромосом, научатся дифференцировать качественно различные участки хромосом при помощи специально подобранных красителей, то, возможно, удастся со временем «вылавливать» участки, ответственные за гетерозис на том или ином этапе ин-



Взаимодействие аллелей самонесовместимости при прорастании пыльцы на рыльцах растения табака:

А — самоопыление или перекрестное опыление растений с одинаковым генотипом; Б — скрещивание растений, различающихся по одному аллелю; В — скрещивание растений, различающихся по двум аллелям.

дивидуального развития организма в контролируемых или относительно стабильных естественных условиях выращивания и питания.

Для селекции на гетерозис уже кое-что сделали генетики-растениеводы. Ввели в практику двойные межлинейные гибриды кукурузы. Открыли цитоплазматическую мужскую стерильность, что избавило селекционеров от трудоемкой операции удаления мужских метелок у кукурузы и удаления пыльников у других культур, чтобы дать возможность растениям получить «свою» порцию исключительно чужой пыльцы, обеспечивающей гетерозис. Научились даже использовать несовместимость у растений на пользу человеку.

У растений с генотипом S_1S_2 в диплоидных клетках пестика имеются оба аллеля, но в гаплоидном пыльцевом зерне у спермия — только один из них (S_1 или S_2). Прорастание пыльцы с любым из названных аллелей в случае самоопыления будет задержано. Однако при опылении растений S_1S_2 пыльцой растения S_1S_3 не прорастет только половина пыльцы с аллелем S_1 , а рост другой половины не встретит препятствия. И тем более вырастет в пестик и произведет оплодотворение пыльца растений, скажем, типа S_3S_4 или (S_5S_6 и т. п.). Эта особенность генетической самонесовместимости применена в Японии при селекции на гетерозис капусты. Она может быть использована и используется в селекции на гетерозис у табака, картофеля (вообще у многих пасленовых), клевера, груши, ананаса и других культур.

Задача № 2 (автор дает номера вполне произвольно) — контролируемый перенос полезных генов из одних организмов в другие.

Ученые ведут поиск для «подряда» вирусов, которые можно было бы использовать для «перевоза» и внедрения интересных в каком-то отношении для человека участков ДНК из одних особей, видов или родов в иные. Успехи здесь пока невелики, но есть на-

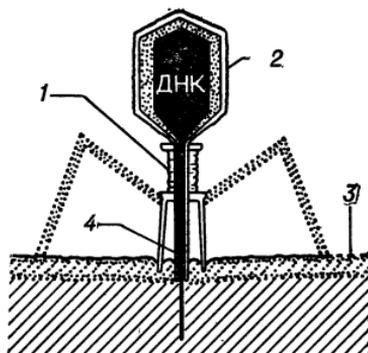
Таким способом Т-четный фаг впрыскивает свою ДНК в бактериальную клетку:

1 — чехол; 2 — белковая оболочка; 3 — клеточная оболочка; 4 — стержень.

дежда, что в будущем большую роль будут играть в этом плане искусственно «построенные» или синтезируемые вирусы.

Однако решать эту проблему приходится в разных направлениях: проводить опыты по синтезу новых вирусов, выделению генов из клетки и синтезу генов, в том числе неведомых природе. Пока наиболее «легок» путь выделения известных генов из клетки посредством разрушения ДНК до фрагментов при помощи ультразвука и последующей «гибридизации» их с молекулами информационной РНК. «Гибриды» ДНК—РНК в последующем подлежат обработке нуклеазами — ферментами, расщепляющими сложные белки. После денатурации «гибрида» (расплетания хромосом, превращения в отдельные полинуклеотидные нити) матрица ДНК уже «согласна» отдать нужный ген.

Мутантными заимствованными или искусственно полученными (синтезированными) генами может быть снабжен микроорганизм, используемый для изменения генетической конструкции клеток высших организмов. Приобретение клеткой растения (а клетку можно преобразовать на искусственной питательной среде в целое растение) новых признаков возможно достигнуть либо включением чужеродного гена в хромосому хозяйской клетки непосредственно, либо присоединением этого гена к структуре ДНК из бактерий (которая образует в растительной клетке кольцевую структуру и будет функционировать практически автогенно от хромосом клетки растения), либо объединением ДНК-мик-



роба с ДНК-хлоропластов или митохондрий растений.

Бактериальные, животные и растительные клетки, как показали опыты, способны поглощать чужеродную бактериальную ДНК в количестве, соответственно равном, около 1; 0,08—7 и 90 процентов (последнее отмечено для ядер клеток камбия растений). Доказано, что при погружении однодневных проростков ячменя в капли концентрированного раствора ДНК из бактерий микрококкус в ячмене образуется гибридная ДНК, состоящая из фрагментов ДНК-бактерии и растения. Феномен интеграции бактериальной и растительной ДНК в дальнейшем обнаружен также в опытах и с иными растениями (томатом, табаком, испанским козлецом, баклажаном и др.).

Синтез генов в недавнем прошлом осуществляли химическим путем. По молекуле информационной РНК «прочитывали» последовательность нуклеотидов, а затем эти нуклеотиды «вязали» в разгаданной последовательности биохимическими методами, которыми пользовались еще наши деды. Но путь этот оказался невероятно трудным и подчас неосуществимым — действительно, попробуй-ка свяжи без единой ошибки ген из 1000—1500 нуклеотидов. И все же на весь мир прогремело имя индийского ученого Х. Корана, который химически синтезировал в США «короткий» ген, свойственный дрожжевой клетке, содержащий лишь 77 нуклеотидов.

На более легкий путь генетики встали, когда в 1970 году был открыт американцем Х. Теминым особый фермент, получивший название обратной транскриптазы. Этот фермент обладает уникальной способностью «считывать» ДНК-овые структуры гена с его РНК-овых информационных копий. Вот его-то и применили, чтобы синтез генов сделать иным, ферментативным.

Ферментом обратной транскриптазой «списывают» молекулу гена с матрицы в виде молекул его инфор-

мационной РНК. Советские и американские ученые, используя этот метод, совместно выполнили в 1973 году в Москве ферментативный синтез гена голубя.

Точно так же может быть получен любой ген. Однако пока еще затруднено выделение индивидуализированных молекул информационных РНК. Тем не менее можно все же надеяться, что не так уже далеко время, когда человек сумеет заняться переделкой генетической программы микроорганизмов, растений и животных.

Задача № 3 — искусственное включение «спящих» генов на этапах развития, не предусмотренных генотипом хозяина, или стимулирование «бодрствующих». Вероятнее всего, эта задача будет решена раньше задачи № 2. И, возможно, не генетиками, а биохимиками или физиологами, а то и агрономами.

Вообще ныне бытует ошибочное мнение о том, что перспективы принадлежат только молекулярной генетике, а генетика на уровне клеток и организмов уже отжила свое. Это далеко от истины. Можно твердо сказать, что молекулярная генетика, находящаяся сейчас на стадии постэмбрионального развития, в пору своего возмужания все же останется на роли подсобного рабочего или технического исполнителя прикладной генетики, служащей практике.

Молекулярная генетика может стать орудием, уничтожающим все живое на планете, но тогда она изживет и самое себя. Будем надеяться, что этого никогда не случится. В создании же жизненных благ — труднейшая проблема, которую решает все человечество — ей всегда будет принадлежать лишь вспомогательная роль.

Заслугой молекулярной генетики как послушного исполнителя прикладной генетики (или биохимии) является, например, выявление возможности гибберелловой кислоты активизировать работу генов амилазы, что помогает в поиске карликовых форм пшеницы. Их вы-

являют при опрыскивании проростков кислотой. Если достаточно генов амилазы в эндосперме семян пшеницы, у проростков увеличивается «производство» фермента и повышается интенсивность роста. Следовательно, карликами они уже быть не могут, а потому для селекции карликовых и полукарликовых форм особого интереса не представляют.

Очень многого от молекулярной генетики ожидают медики. Генетики-медики (а на эту стезю вступил и один из первооткрывателей двойной спирали ДНК Дж. Д. Уотсон) показали способность Т-четных фагов — крупных, сложно организованных бактериофагов — запускать синтез ДНК, то есть обеспечивать ее репликацию (самоудвоение), а Уотсон высказал предположение, что вирусы животных несут гены, могущие включить синтез ДНК в клетках хозяев. Действительно, у зеленой мартышки в 1960 году был открыт вирус SV-40, существующий у них в безобидной скрытой форме, а у новорожденных хомяков, крыс и мышей вызывающий рак. Это еще не познанное явление заставляет задуматься. Не несут ли подобного вируса домашние животные и не сказывается ли это на человеке?

Важнейшая проблема медицинской генетики — избавить человечество от наследственных болезней.

Гипертония и атеросклероз в 3—5 раз выше у людей с генетическими предрасположениями. Мутациями обусловлено почти две трети глухонемоты и слепоты. Общее число зафиксированных враждебных здоровью генных мутаций достигает 1600.

Эти задачи, которые никто не возьмется пронумеровать по степени их важности, ныне решают совместно медики-генетики, терапевты, психологи, физики, химики, математики и специалисты многих других смежных или далеких друг от друга отраслей.

Задача № 4 — создание банка генов животных, растений и микроорганизмов. С растениями пметь дело

проще всего — можно сохранять семена. Такой банк в СССР уже действует на Кубани. Неизмеримо труднее создать банк генов животных. Устроить узкоспециализированные зоопарки и заповедники и сохранять там по 50—100 животных одного вида невозможно. Это не решит проблемы: к тому же обязательно начнется дрейф генов — случайное их изменение и накопление вредных, что неизбежно при близкородственном размножении.

Сохранять решили лишь геномы в виде замороженных тканей, спермы и зародышей. В среду, в которой сохраняют клетки и ткани, добавляют криопротекторы — соединения, защищающие клетки и ткани от гибели при охлаждении и замораживании до $-79-196$ градусов Цельсия. Охлаждение проводят медленно, понижая температуру примерно на градус в минуту. Иногда клетки и ткани в замороженном виде удается сохранять десятки лет. Экономическая выгода налицо. Ведь от одного быка-производителя можно при искусственном осеменении размороженной спермой за год получить до 10 тысяч телят. Кроме того, сперму можно перевозить.

В Австралии уже не первый год действует закон, запрещающий ввоз животных из других стран, поэтому животноводы завозят вместо них оплодотворенные яйцеклетки (от коровы за год их можно получить примерно 25 и вырастить 10—12 телят). Выгодно и с точки зрения карантина почти безопасно.

Сейчас ведут опыты по замораживанию и сохранению спермы примерно у сотни видов животных и замораживанию зародышей — у пяти видов, в том числе, кроме крупного рогатого скота, у овец, коз и кроликов.

В СССР разработана программа создания в системе Академии наук СССР всесоюзной коллекции клеточных культур, включающей банк половых клеток. Таким образом, недалеко время, когда животных будут

сохранять и получать из своеобразных «консервов» половых и соматических клеток и молодых зародышей.

Растения получать из ткани или клетки проще, чем животных. Генетики-растениеводы и физиологи научились отделять клетки друг от друга, готовить из них суспензию и, добавляя гормоны, соли и витамины, воссоздавать растения из одной клетки. Такой искусственный морфогенез (воссоздание) осуществлен неоднократно у многих видов растений — гороха, томата, табака, льна, петунии, капусты и различных злаков. Получают целые растения из пыльников и пыльцевых зерен — гаплоиды или самоудвоившие набор хромосом дигаплоиды («двойные гаплоиды» с нормальным набором хромосом — почти идеальный материал для генетических исследований и целей прикладной генетики).

Сначала из клетки или пыльцы образуется неоформленное хаотичное скопление клеток, комок — каллус. Его, как и пыльцевые зерна некоторых видов, порой можно чуть ли не до бесконечности хранить в замороженном виде (например, в жидком азоте) или почти неограниченно долго культивировать. Если добавить гормоны, каллус начнет оформляться в побег или растение. В цветоводстве этот прием оказался у ряда видов выгоднее обычного вегетативного или семенного размножения.

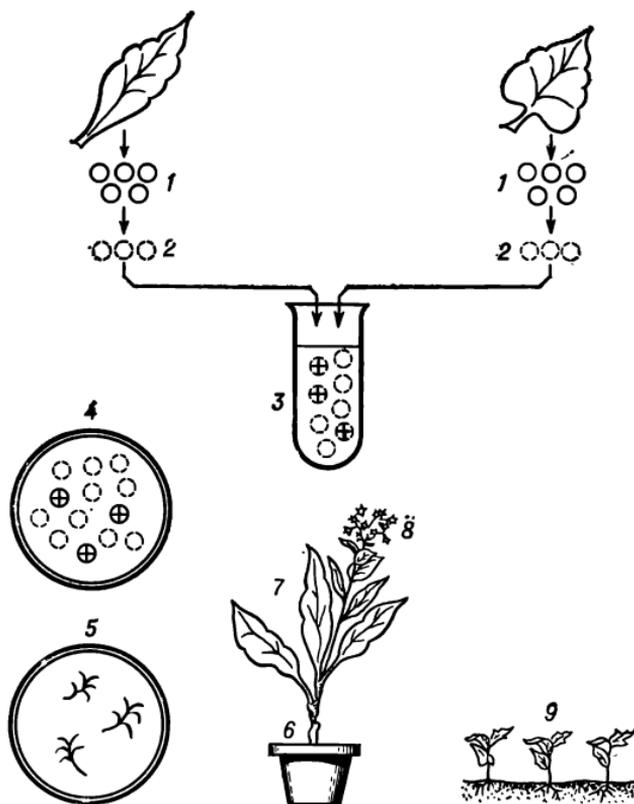
Сохранить генофонд всего сущего на Земле в контролируемых условиях банков и эксперимента — задача генетиков, растениеводов и животноводов. Сохранить живую природу по возможности во всем ее богатстве и многообразии — проблема всего человечества.

Промышленная деятельность человека обусловила внесение в биосферу чужеродных ей химических соединений, многие из которых физиологически активны.

Микробиологи всего мира работают над созданием микроорганизмов для биологической очистки отходов промышленности, генетики ищут тест-системы (микроорганизмы, растения, животные, культуры тканей или

клеток), которые могли бы просигнализировать человеку об опасном повышении уровня вредных физиологически активных веществ.

Задача № 5 — получение межвидовых и более отдаленных гибридов без полового скрещивания (парасексуальная, или соматическая, гибридизация). Этот способ привлек внимание ученых после того, как появи-



Получение парасексуальных гибридов у растений табака:

1 — клетки двух родительских видов в виде протопластов; 2 — клетки, взвешенные в NaNO_3 ; 3 — центрифугирование смеси клеток; 4 — рассев клеток на агаре; 5 — рост гибридных клеток; 6 — подвой родительского вида; 7-8 — прививка парасексуального гибрида; 9 — проростки из семян привоя, повторяющие амфидиплоид, полученный половым путем.

лась возможность освобождать растительные клетки от целлюлозной оболочки при помощи фермента целлюлазы. Такие «голенькие» клетки биологи называют протопластами. У растений они способны восстановить при определенных условиях содержания целлюлозную оболочку. Вот только с протопластами микробов дело сложнее — не желают они длительное время делиться и размножаться без своей «одежки». Оказались «стыдливее», чем клетки высших растений.

Американскому исследователю П. Карлсону удалось слить протопласты двух видов табака в один, причем этот гибрид оделся целлюлозной оболочкой, начал делиться и дал побег, который Карлсон привил на один из родительских видов и получил зрелое растение.

Позднее канадские биологи применили для слияния протопластов полиэтиленгликоль, повышающий слипание клеток и некоторых вирусов, и добились почти полного слияния всех протопластов (Карлсон получал положительный результат не более чем у сотой доли процента).

Еще дальше пошли сотрудники центра ядерных исследований (ФРГ) У. Циммерман и П. Шерич, опубликовавшие в 1981 году простой метод слияния клеток при помощи электрического поля. Этот метод не только оказался более эффективным, чем канадский, но и обеспечил лучшую жизнеспособность гибридов.

Используя новые методы, ныне соединяют воедино ранее не соединимое — клетки сои и ячменя, моркови и ячменя, гороха и сои, табака и сои и даже растений и животных. Иногда удавалось вырастить и половозрелые гибриды.

Биологи-фантасты теперь мечтают создать гибриды пшеницы с бобовыми, которые содержали бы белка не меньше, чем горох или соя (30—40 процентов), и одновременно усваивали бы с помощью клубеньковых бактерий бобовых азот из воздуха. Думаем, эта мечта не так уж далека от осуществления. Пока же ученые,

видимо, будут испытывать гибриды «попроще», допустим, на основе близкородственных видов и родов. Может быть это поможет разгадать секреты гетерозиса и, главное, получить гетерозисные растения для промышленного производства.

Важная проблема генетики — поиск мутагенов, способных специфически воздействовать на многоклеточные организмы. Их пока известно не так уж много. Например, воздействие алкалоидом колхицином увеличивает число наборов хромосом в клетках лекарственных растений. У таких искусственно полученных полиплоидных форм повышается содержание некоторых веществ — ценного сырья для медицинской промышленности.

Большие надежды возлагают ученые на исследования мутагенного действия на организмы чужеродной (экзогенной) ДНК. Изучение мутагенного действия ДНК, а позднее и вирусов показало возможность вызывать у многоклеточных организмов мутации преимущественно определенных генов. По-видимому, для каждого организма в конце концов подберут препарат ДНК или других родственных ей макромолекул либо вирус, которые способны вызывать мутации организма в нужном человеку направлении. Генетики предполагают выполнить синтез полидезоксирибонуклеотидов известного химического состава и использовать их для направленного мутагенеза.

Конечно, при этом нужно учесть и то обстоятельство, что гены могут изменять свое действие под влиянием среды (как внешней, так и внутренней). Даже такие факторы, как освещенность и элементы питания, стимулируют, подавляют или изменяют активность генов. Чувствительность растений к длине дня и освещенности, как показали исследования, контролируется одним или немногими генами.

Фотопериодическая реакция (реакция на длину дня и температуру) изменяет уровень многих физиологиче-

ских и морфологических компонентов, определяющих накопление биомассы и ее распределение по органам растений. Выяснилось, что один или немногие гены, чувствительные к длине дня и температуре, могут оказывать огромное влияние на большое количество других генов, входящих в систему формирования урожая. К сожалению, очень мало или почти ничего не известно об изменении активности отдельного гена в случае изменения активности другого гена или сотен и тысяч иных.

Из ближайших задач, которые решают селекционеры и генетики сегодня, проблема связывания двуокиси углерода в растении, ассимиляции нитрата и продукции сухого вещества. Генетики и физиологи полагают, что использование солнечной энергии растениями с 0,1—5 процентов можно довести до 10 процентов, если внедрить в них гены, обуславливающие синтез ферментов, связывающих двуокись углерода. Этот элемент и будет использован растением для воспроизведения сложных органических соединений.

Большие выгоды сельскохозяйственному производству сулит решение проблемы обеспечения культурных растений азотом. Доказано, что утилизация нитрата и, следовательно, образование в растении сухого вещества и формирование урожая ограничиваются действием фермента нитроредуктазы. Генетическая активность этого фермента изучена. У кукурузы, например, она контролируется двумя генами. Установлено, что гетерозис культуры наблюдается лишь при скрещивании линий с низкой активностью фермента, а при скрещивании линий высокоактивных с низкоактивными наследуется урожай лучшего родителя.

Отбор форм растений, нечувствительных к фотопериоду, позволяет существенно повысить приспособляемость сорта к условиям среды. Такими оказались сорта пшеницы лауреата Нобелевской премии Борлоуга из Мексики, несущие гены низкорослости японского сорта

Норин. Они способны давать высокие урожаи зерна при повышенных дозах удобрений и орошении не только в Мексике, но и в Индии, Пакистане и других странах. На их основе созданы лучшие короткостебельные сорта Индии.

В нашей стране планируется селекция по комплексу генов, отвечающих за адаптивные (приспособительные) свойства организмов (устойчивость к болезням и вредителям, эффективное усвоение удобрений при минимальном расходе влаги, восстановление роста после резких опасных для растений перепадов погодных условий, возможность сохранения урожая при широком диапазоне влажности и температурных условий хранения).

Перестраивается и селекция животных. Их необходимо ныне адаптировать к требованиям индустриального животноводства — «отучить» от прогулок на свежем воздухе и кормления на необозримых лугах и «приучить» к содержанию под крышей ферм. При этом животные «обязаны» повысить продуктивность, не впадать в депрессивное состояние от шума механизмов, спокойно относиться к любому «коллективу» себе подобных и в то же время не быть подверженными эпидемиям из-за скученности.

Многим известен «затравленный» вид диких животных, посаженных в клетки. Они либо чрезмерно агрессивны по отношению к человеку, либо панически его боятся, порой отказываются от пищи, склонны болеть, страдать судорогами, каталепсией и не способны к воспроизводству. Генетики-звероводы предполагают «исправить» их поведение, «привив» животным доверчивость к людям.

Генетики, селекционеры вынуждены перестраивать селекцию не только домашних животных, но и обитающих на свободе, и в первую очередь рыб. Не секрет, что уловы многих ценных видов рыб падают. В Мировом океане ежегодно отлавливают примерно 70 процентов

всего прироста рыб. И сколько еще их гибнет от загрязнений нефтью, химикатами, попадающими в океан.

Наши генетики подумали о судьбе горбуши, разводимой на Сахалине. Было установлено, что стадо горбуши, идущее на нерест в реки, представляет собой генетическую систему, состоящую не менее чем из трех компонентов. С учетом этого удалось наладить воспроизводство рыб ценного вида.

В проблеме белка не последнюю роль отводят микроорганизмам. Создан штамм бактерии псевдомонас с несколькими плазмидами (в них находятся гены, кодирующие процессы расщепления углеводов), к которому добавили еще и азотфиксирующий штамм. Они оказались способными утилизировать отходы нефтеперерабатывающей промышленности, превращая их в белковый продукт. Используются и дрожжи, которые преобразуют в белковый корм солому и обыкновенные опилки. Продолжается разработка методов создания искусственных форм микробов, вырабатывающих жиры, которые по качеству не уступают растительным жирам.

И, наконец, еще об одной задаче, можно сказать первостепенной важности, которая стоит перед биологами любых толков и специальностей — это создание искусственной живой системы, в сущности первого живого организма. Познание истоков жизни совершит революцию как в сельском хозяйстве, так и в медицине. Добиться этого очень сложно, но и крайне необходимо.

СЛОВАРИК ТЕРМИНОВ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ В КНИГЕ

Аллели — различные состояния одного и того же гена, обуславливающие неодинаковые признаки (например, синюю или белую окраску цветка, устойчивость или неустойчивость к болезням или вредителю).

Анафаза — стадия деления клеточного ядра.

Вирулентность — мера (степень) болезнетворности (патогенности) данного микроорганизма.

Гаметы — половые клетки, сливающиеся при оплодотворении.

Гаплоиды — организмы с половинным (гаметическим) числом хромосом.

Ген — материальная единица наследственности, находящаяся в хромосоме клеточного ядра. Передается из поколения в поколение и определяет развитие того или иного признака или функции организма.

Геном — минимальный набор функционально неодинаковых хромосом.

Генотип — совокупность всех локализованных в хромосомах генов. Иногда генотипом называют узкий набор конкретных генов, непосредственно интересующих исследователя.

Гены полимерные (множественные) — неаллельные, из разных участков хромосомы или разных хромосом, действующие совместно на один и тот же признак.

Гетерозигота — особь, дающая несколько типов генетически различных половых клеток (например, A и a).

Гетерозис — наблюдаемое у гибридов первого поколения (F_1) свойство превосходить по определенному признаку или признакам лучшую из родительских форм или среднее значение показателя признака или признаков двух родительских форм.

Гомозигота — особь, дающая генетически одинаковые половые клетки (например, A и A , или a и a).

Гомологичные органы — органы сходного происхождения.

Гомологичные хромосомы — структурно идентичные хромосомы.

Диплоид — организм, имеющий два генома.

Доминантный (или доминирующий) **признак** — признак, обусловленный аллелем, способным подавить проявления другого (рецессивного) аллеля того же локуса хромосомы.

Доминирование — явление, наблюдаемое у гетерозиготных организмов, при котором один из аллелей (доминантный аллель) гетерозиготы оказывает подавляющее влияние на соответствующий признак особи, а другой аллель (рецессивный) не проявляет себя или при неполном доминировании слабее упомянутого проявляет свое действие.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости — закон о наличии у организмов разных видов, родов и семейств сходных анатомических, морфологических, физиологических и физико-химических признаков и свойств.

Зигота — клетка, образующаяся при слиянии двух гамет.

Инбридинг — самооплодотворение в ряде поколений растений; разведение близкородственных животных.

Инбредная линия — форма, полученная в процессе инбридинга.

Информационная РНК (матричная РНК, мРНК, иРНК) — РНК, переносящая информацию от генов к рибосомам, в которых происходит синтез белка.

Камбий — образовательная ткань, обеспечивающая рост растений в толщину.

Клон — совокупность всех потомков, полученных неполовым путем от одной исходной особи.

Кодон — группа оснований нуклеотидов, кодирующая определенную аминокислоту.

Комплементарные — взаимно дополняющие друг друга.

Константный признак — неизменный, повторяющийся в поколениях.

Лocus — участок хромосомы, соответствующий одному гену.

Мейоз — процесс деления ядра, в результате которого половые клетки получают половинный набор хромосом против вегетативных (соматических) клеток.

Метафаза — одна из стадий мейоза и митоза.

Митоз — деление ядра, приводящее к образованию двух идентичных дочерних ядер.

Модификация — фенотипическое ненаследуемое изменение, вызванное влиянием окружающих условий.

Мутаген — физический или химический фактор, вызывающий мутацию.

Мутагенез — наследственная изменчивость.

Мутант — организм, отличающийся от первоначального типа индивидуальным отклонением, возникающим в результате мутации.

Мутация — наследственное изменение.

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные полимеры биологического происхождения, построенные из большого числа нуклеотидов. Известны два типа нуклеиновых кислот: дезокси-

рибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). ДНК содержится в ядрах клеток живых организмов и вместе с белками образует вещество хромосом. Носитель генетической информации. РНК содержится в ядре и цитоплазме, участвует в реализации генетической информации. Различают три основных вида РНК: матричная, или информационная, транспортная и рибосомальная.

Нуклеотиды — составные элементы нуклеиновых кислот. Сложные органические вещества, состоящие из азотистого основания (пуринового или пиримидинового) и фосфорной кислоты.

Нуклеопротеиды — сложные белки, состоящие из нуклеиновой кислоты и простого белка.

Органеллы — части клетки, выполняющие определенные функции (например, протоплазма, ядро, пластиды, оболочка и т. д.).

Основания азотистые — основания нуклеиновых кислот, подразделяемые на пиримидиновые и пуриновые.

Партогенез — развитие зародыша из неоплодотворенного яйца.

Пиримидиновые основания (цитозин, урацил, тимин и 5-метилцитозин), пуриновые основания (аденин, гуанин) — природные органические соединения, участвующие в построении нуклеиновых кислот.

Плазмон — совокупность всех нехромосомных наследственных элементов.

Полимеры — вещества, молекулы которых (макромолекулы) состоят из большого числа повторяющихся звеньев. По происхождению полимеры делят на природные (например, белки, нуклеиновые кислоты, каучук) и синтетические (например, полиэтилен).

Полиплоидия — наличие в пределах вида форм с более чем двумя геномами.

Полиплоиды — особи, в ядре клеток которых содержится более двух геномов.

Половая хромосома — хромосома, определяющая пол.

Популяция — совокупность свободно скрещивающихся между собой особей одного вида, обитающих совместно и дающих нормальное потомство.

Рецессивный аллель (признак) — аллель (обусловленный им признак), не проявляющийся в гетерозиготном состоянии.

Рецессивность полная — явление, когда в гетерозиготном состоянии рецессивный аллель никак себя не проявляет.

Рецессивность неполная — явление, когда в гетерозиготном состоянии рецессивный аллель все же слабо обнаруживает свое действие.

Рибосома — мелкая внутриклеточная частица (состоит из РНК и белков). Участвует в синтезе белка.

Самонесовместимость — самостерильность или нескрещиваемость, обусловленная наличием у гибридизируемых форм одних и тех же аллелей несовместимости.

Соматический — относящийся к клеткам тела (не к гаметам).

Тетраплоид — организм, соматические клетки которого содержат четыре набора хромосом (четыре генома).

Транслокация — переход какого-либо участка хромосомы в новое положение в той же самой хромосоме или чаще в другой.

Триплоид — организм, соматические клетки которого содержат три набора хромосом (три генома).

Фенотип — совокупность свойств и признаков особи.

Хроматида — одна из двух нитей, составляющих хромосому.

Хромосомы — образования (тела) в ядре клетки, состоящие из белков и ДНК и несущие многочисленные продольно расположенные гены. Самоудвоение и распределение хромосом по дочерним клеткам при клеточном делении обеспечивает передачу наследственных свойств организма от поколения к поколению.

Цитоплазма — содержимое живой клетки, за исключением ядра.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Наука о сущности жизни	5
Виды и эволюция	26
Загадки наследственности	31
Возможно ли наследование без хромосом?	43
Мутации и модификации	49
Теория гена	66
Генетика и селекция растений	76
Генетика и селекция животных	93
Горизонты генетики	106
Словарик терминов, встречающихся в книге	123

ЮРИЙ ПЕТРОВИЧ ЛАПТЕВ
ЗАНИМАТЕЛЬНАЯ ГЕНЕТИКА

Заведующая редакцией

Т. С. Микаэльян

Редактор *Л. А. Шувалова*

Художник *Ф. Е. Терлецкий*

Художественный редактор

Н. М. Коровина

Технический редактор *Т. Б. Платонова*

Корректор *Н. Я. Туманова*

ИБ № 2575

Сдано в набор 20.11.81. Подписано к печати
31.03.82. Т-03005. Формат 70×100¹/₃₂. Бумага
тип. № 2. Гарнитура обыкновенная новая.
Печать высокая. Усл. печ. л. 5,2. Усл.
кр.-отт. 10,72. Уч.-изд. л. 5,45. Изд. № 245.
Тираж 60 000 экз. Заказ № 745. Цена 15 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени изда-
тельство «Колос», 107807, ГСП, Москва, Б-53,
ул. Садовая- Спасская, 18.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполи-
графпрома при Государственном комитете
СССР по делам издательств, полиграфии и
книжной торговли. 150014, Ярославль,
ул. Свободы, 97,

15 коп.

