

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Якутская государственная сельскохозяйственная академия»  
Агротехнологический факультет  
Кафедра «Общая зоотехния»

Генетика и эволюция

Методические указания по самостоятельному изучению дисциплины и задания  
для контрольной работы студентам очной и заочной формы обучения  
по направлению подготовки 020400 «Биология» (бакалавриат)

Якутск –2014

УДК 575  
ББК 28.2  
Ф53

Методические рекомендации разработаны на основании федеральных государственных образовательных стандартов высшего профессионального образования для студентов обучающихся по направлению подготовки 020400 «Биология» (бакалавриат).

Составитель Филиппова Наталья Павловна, доцент кафедры общей зоотехнии, кандидат биологических наук.

Зав.кафедрой разработчика МУ  /Черноградская Н.М./  
подпись фамилия, имя, отчество

Протокол заседания кафедры № 12 от « 12 » 05 2014 г.

Председатель методической комиссии факультета  /Уваровская Е.Е./  
подпись фамилия, имя, отчество

Протокол заседания методической комиссии факультета № 12 от « 12 » 05 2014г.

Декан агротехнологического факультета  /Черкашина А.Г./  
подпись фамилия, имя, отчество

«    »    2014г.

## ВВЕДЕНИЕ

В соответствии с федеральными государственными стандартами высшего профессионального образования значительная часть материала дисциплины должна быть освоена студентами в ходе самоподготовки. В сессионный период по дисциплине читаются лекции, которые для студентов заочного образования носят установочный и обзорный характер и проводятся лабораторно-практические занятия. Для успешного овладения материалом, предусмотренным программой, самостоятельная систематическая работа студентов над учебной литературой имеет решающее значение.

### **Цели и задачи преподавания дисциплины:**

Цель дисциплины: формирование фундаментальных знаний по важнейшим проблемам генетики и теории эволюции.

Задачи дисциплины:

- обеспечить усвоение основных теоретических положений генетики и теории эволюции органического мира, включающих как классические направления в развитии генетики и теории эволюции, так и те основные современные достижения биологической науки;
- обеспечить понимание генетического и эволюционного подходов для естественнонаучного объяснения биологических явлений и факторов;
- сформировать ответственное отношение к природе и готовность к активным действиям по ее охране на основе знаний о генетике и эволюции органического мира;
- обеспечить овладение современными методами исследования живых организмов и применение их в теории и практике;
- развить способности к творчеству, в том числе к научно-исследовательской работе, и выработать потребность к самостоятельному приобретению знаний.

### **Требования к уровню освоения дисциплины**

В результате изучения дисциплины студент должен **знать** основные закономерности наследственности и изменчивости на всех уровнях организации живого; природные и антропогенные мутагены, применение генетической инженерии в биотехнологии; генетические основы селекции; генетику популяций; основные теории эволюции; генетические обоснования эволюции; генетические основы эволюционного процесса. **Владеть** методами селекции и генетического анализа: гибридологическим, генеалогическим, цитогенетическим, популяционным, биометрическим, методами биохимической генетики (иммуногенетики, генетического полиморфизма).. **Иметь** представление об этапах развития и современном состоянии генетики, связи генетики с эволюционным учением, о концепции видообразования; о мутациях в структуре генов, хромосом и генома, о генетике индивидуального развития и генетике популяций, генной теории; об основах геномики, протеомики. **Овладеть** методами управления наследственностью и изменчивостью в процессе онтогенеза животных. **Уметь** работать с микроскопом, оптическими и простыми лупами; самостоятельно приготовить временные препараты для гистологического исследования биологических объектов; пользоваться методами селекции и генетического анализа; самостоятельно планировать выполнение заданий, определять необходимые методы и приемы работы и анализа и уметь обобщать полученные результаты.

### **Общие методические указания к выполнению контрольной работы.**

Каждый студент заочного отделения выполняет вариант контрольной работы. Контрольная работа составлена в 10 вариантах. Каждый вариант состоит из двух разделов: - *раздел 1* – теоретический вопрос (включает 10 тем, студенту необходимо ответить по своему варианту на один вопрос по каждой теме);

- **раздел 2** - практические задания (включает 4 темы, студенту необходимо решить задачу по своему варианту по каждой теме).

В третьем разделе даны тесты для самоподготовки студентов к итоговому контролю знаний (экзамен).

Студенту в контрольной работе следует в сжатой форме изложить основные положения темы, ответить на поставленные вопросы, решить задачи, сделать (при необходимости) схематические зарисовки с соответствующими пояснениями.

Курс генетики насыщен большим количеством генетических терминов. Для их усвоения необходимо выписать незнакомые генетические термины и дать им объяснения.

Для прочного освоения положений генетики студенту очень важно научиться самостоятельно решать различные типы задач по всем разделам курса.

Решение генетических задач вырабатывает генетическое мышление, создает целостное представление о законах и закономерностях наследственности и изменчивости, устанавливает связь между ними, раскрывает клеточные и молекулярные основы наследственности и изменчивости, устанавливает связь между ними, раскрывает клеточные и молекулярные основы наследственности и изменчивости, способствует усвоению генетической терминологии.

В конце работы должен быть приведен список использованной литературы, с указанием автора, названия, места и года издания.

Также в конце работы должны быть поставлены дата выполнения и подпись.

Вариант студент выбирает по последней цифре номера зачетной книжки.

1 вариант	2 вариант	3 вариант	4 вариант	5 вариант
0	1	2	3	4
6 вариант	7 вариант	8 вариант	9 вариант	10 вариант
5	6	7	8	9

***Работа, выполненная не по своему варианту, возвращается студенту без проверки и зачета.***

### **Методические указания к изучению дисциплины**

В учебном пособии по каждой теме выделены основные положения и даны рекомендации по их изучению, а также приведены вопросы для самопроверки.

Дисциплина «Генетика и эволюция» включает следующие разделы:

1. Генетика как наука и её место в системе биологических наук.
2. Цитологические основы наследственности.
3. Основы генетического анализа.
4. Генетика пола.
5. Организация генетического материала клеток на молекулярном уровне.
6. Причины и методы изучения изменчивости
7. Генетика популяций и эволюционное учение
8. Основные проблемы и методы селекции
9. Органическая эволюция как объективный процесс.
10. Методы изучения эволюции

### **Рекомендуемая литература**

#### **Основная**

1. Бакай, А.В. Генетика/ А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипниченко.- М.: КолосС, 2006. – 448 с.
2. Бакай, А.В. Практикум по генетике/ А.В. Бакай, И.И. Кочиш, Г.Г. Скрипниченко.-М.: КолосС, 2010.-301с.

3. Воронцов, Н.Н. Эволюция, видообразование, система органического мира/Н.Н. Воронцов. - М.Наука, 2005.- 365 с.
4. Жебровский, Л.С. Селекция животных /Л.С. Жебровский. – Санкт-Петербург. Лань, 2002 г. – 255 с.
5. Петухов, В.Л. Генетика. Учебник/В.Л. Петухов, О.С. Короткевич, С.Ж. Стамбеков и др.//2-е изд., испр. идоп.. – Новосибирск: СемГПИ, 2007.-628 с.
6. Чайковский, Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни/Ю.В. Чайковский. - М.:ТНИ КМК, 2008. – 726 с.

#### Дополнительная литература

1. Генетические основы селекции животных/Под ред. Петухова В.Л. – М.: Агропромиздат, 1989.- 448 с.
2. Глик, Б. Молекулярная биотехнология. Принципы и применение/Б. Глик, Дж. Пастернак. Пер. с англ.-М.: Мир, 2002.-589 с.
3. Дубинин, Н.П. Общая генетика/Н.П. Дубинин. - М.: Наука, 1986
4. Иорданский, Н.Н. Эволюция жизни/Н.Н. Иорданский. - М.:Академкнига, 2001.– 432 с.
5. Инге-Вечтомов, С.Г. Введение в молекулярную генетику/С.Г. Инге-Вечтомов. – М.: Высш.шк., 1983. – 343 с.
6. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика /И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 2002. – 459 с.
7. Жученко, А.А. Генетика/ А.А. Жученко, Ю.Л. Гужев, В.А. Пухальский.- М.: Колос, 2006. – 480 с.
8. Красота, В.Ф. Биотехнология в животноводстве/В.Ф. Красота. – М.: Агропромиздат, 1992
9. Меркурьева, Е.К. Генетика /Е.К. Меркурьева, З.В. Абрамова, А.В. Бакай, И.И. Кочиш. – М.: Агропромиздат, 1991. – 446 с.
10. Эрнст, Л.К. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных /Л.К. Эрнст. – М.: РАСХН, ВГНИИ животноводства, 2004. – 733 с.

### **Содержание разделов дисциплины**

#### ***Тема 1. Генетика как наука и её место в системе биологических наук.***

##### *Содержание темы*

Исторический обзор развития генетики. Достижения генетики и её задачи. Основные методы генетики. Логика генетического анализа в современной биологической науке. Синтез генетики и биохимии в становлении молекулярной биологии.

##### *Методические указания*

В результате изучения раздела необходимо усвоить основные понятия генетики, этапы развития генетики, изучить методы генетики и знать их применение. Генетика, изучая закономерности наследственности и изменчивости, открывает новые пути для селекции. Как известно, сорт растения или порода животного являются средством производства в сельском хозяйстве. Высокопродуктивные сорта растений и породы животных повышают производительность труда. Хотя выведение сортов и пород является задачей самостоятельной науки — селекции, последняя не может развиваться без изучения законов наследственности и изменчивости, так же как научная медицина не могла бы развиваться без физиологии и микробиологии.

##### *Теоретическая часть*

Генетика (от греч. genesis - происхождение) - наука о наследственности и изменчивости организмов. Основоположителем генетики является Иоганн Грегор Мендель (1822-1884). Официальной датой рождения генетики считают 1900-й год, когда были переоткрыты закономерности наследственности, впервые установленные Г. Менделем.

Название науки о наследственности и изменчивости было дано английским генетиком В. Бэтсоном в 1906 году.

В 1865 году Г. Мендель опубликовал книгу «Опыты над растительными гибридами». Основными выводами работы исследователя явились открытые им законы наследования - закон доминирования, закон расщепления признаков в потомстве и закон независимого распределения наследственных факторов при расщеплении. Эти законы переоткрыли в 1900 году три ботаника - голландец Г. Де-фриз, немец К. Корренс, австриец Ф. Чермак.

В дальнейшем опыты по гибридизации разных растений и животных показали, что правила наследования признаков имеют универсальный характер и едины для всего органического мира.

Генетики Т. Боверт, У. Сэттон и Э. Вильсон выявили определенную связь между наследственными факторами и хромосомами (1902-1907). Было установлено, что наследственные факторы содержатся в клетке. Ученые сделали вывод о том, что преемственность свойств в ряду поколений организмов определяется преемственностью их хромосом.

Решающее значение для обоснования хромосомной теории наследственности имели опыты Г. Моргана (1866-1945) и его учеников, выполненные на дрозофиле (1910). Было установлено, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке. Гены одной хромосомы образуют группу сцепления и, как правило, наследуются совместно, однако, в связи с кроссинговером может происходить их рекомбинация. В трудах Моргана нашел отражение важнейший принцип генетики - единство дискретности и непрерывности наследственного материала.

Большое значение в это время имела теория мутаций, предложенная Г. Де-фризом (1901 -1902).

Датский генетик В. Иогансен на основе опытов по изучению наследования признаков у фасоли ввел в генетику важнейшие понятия - чистая линия, ген, генотип, фенотип (1908-1909). В последующие годы (1925-1933) развитие генетики связано с установлением материальных основ наследственности, развертыванием широкого фронта работ по изучению мутагенеза, делимости гена, процессов, происходящих в популяциях и т. д. В этот период были заложены основы биохимической, популяционной, эволюционной, ветеринарной генетики.

Необходимо подчеркнуть, что хромосомная теория явилась крупнейшим обобщением экспериментальных исследований по изучению наследственности и изменчивости организмов. Однако мутации гена представлялись как результат самопроизвольных изменений его, независимых от условий внешней среды. Впервые в мире Г.А. Надсон и Г.С. Филиппову (1925) удалось получить большое количество мутаций у дрожжевых грибков под воздействием лучей радия, а американскому генетику Г. Миллеру (1927) у дрозофилы под влиянием лучей рентгена.

В результате работ ученых (В.В. Сахаров, М.Е. Лобашев, И.А. Раппопорт) в 30-40-х годах XX столетия была создана теория химического мутагенеза. Большой вклад в эту теорию внес английский генетик Ш. Ауэрбах.

В 1920 году Н.И. Вавиловым сформулирован закон гомологических рядов, который явился основой для направленного получения мутаций.

Теорию сложного строения гена обосновали А.С. Серебровский и Н.П. Дубинин. Они впервые указали на делимость гена и доказали, что ген состоит из отдельных субъединиц, способных разделиться и самостоятельно мутировать.

Работами С. Райта, ДЖ. Холдена и Р. Фишера (1920-1980) были заложены основы генетико-математических методов изучения процессов, происходящих в популяциях. Решающий вклад в создание генетики популяций и эволюционной генетики внес С. Четвериков и его ученики (1920).

Генетика популяций явилась основой теории селекции.

Работами американских биохимиков Г. Бидла и Э. Татума были заложены основы биохимической генетики.

Датой рождения генетики микроорганизмов считают 1943 год, когда появились работы С. Лурия и М. Дельбрука, которые показали, как проводить опыты с микроорганизмами, вести учет их признаков, количественный анализ полученных результатов и т. д. Эти ученые акцентировали внимание экспериментаторов на микроорганизмах, как весьма удобных объектах для генетических исследований, так как микробы гаплоидны, у них одна хромосома, живут 20-30 минут, дают многочисленное потомство, обладают хорошо регистрируемыми признаками и т. д.

В 1944 году американский микробиолог-генетик О. Эвери доказал, что носителем наследственности является ДНК.

В 1952 году А. Херши и М. Чейз установили, что бактериофаги проникают в бактериальные клетки не сами, а только их ДНК, но, не смотря на это, в бактериях происходит формирование зрелых фаговых частиц. Следовательно, ДНК фага является носителем наследственной информации.

Величайшим достижением биологической науки явилась расшифровка строения молекулы ДНК. Сделали это английский ученый Ф. Крик и американский ДЖ. Уотсон (1953).

Американский генетик А. Корнберг искусственно создал вирусную частицу и осуществил синтез ДНК (1957-1958).

М. Мезельсон и Ф. Сталь (1958) показали, что синтез ДНК происходит в клетках на расходящихся нитях двойной спирали.

М. Ниренберг, Г. Маттеи, С. Очоа и Ф. Крик (1961-1962) расшифровали код наследственности и состав нуклеиновых триплетов для всех 20 аминокислот, из которых строятся белковые молекулы. В это же время французские ученые Ф. Жакоб и Ж. Моно разработали общую теорию регуляции белкового синтеза. Они предложили схему генетического контроля синтеза ферментов у бактерий.

В 1969 году Г. Корана осуществил синтез гена клетки дрожжевого грибка, а Д. Бэквитс с сотрудниками выделил ген бета-галактозидазы из кишечной палочки.

В настоящее время генетика является одной из ведущих наук современной биологии. Для генетики характерно влияние на ее развитие принципов и методов исследования других наук и возрастающая связь со многими биологическими науками. В тоже время в самой генетике идет усиливающийся процесс дифференциации отдельных узких направлений исследований в самостоятельные науки. Так, наряду с общей генетикой возникли: цитогенетика, генетика популяций, биохимическая генетика, генетика человека, ветеринарная генетика, генетика вирусов, математическая генетика, генетика микроорганизмов и т. д.

Генетика занимает ведущее положение в современной биологии и в свою очередь, опирается на достижения и методы многих отраслей.

Основные задачи генетики следующие: изучение механизма изменения гена, репродукции генов и хромосом, действия генов и контроля ими процессов образования различных признаков и свойств организма; разработка методов конструирования наследственной программы живых организмов, борьбы с наследственными болезнями, повышения продуктивности животных и урожайности растений.

Вся генетика (как и любая наука) подразделяется на фундаментальную и прикладную.

Фундаментальная генетика изучает общие закономерности наследования признаков у лабораторных, или модельных видов: прокариот (например, кишечной палочки), плесневых и дрожжевых грибов, дрозофилы, мышей и некоторых других.

Прикладная генетика разрабатывает рекомендации для применения генетических знаний в селекции, генной инженерии и других разделах биотехнологии, в деле охраны природы. Идеи и методы генетики находят применение во всех областях человеческой деятельности, связанной с живыми организмами. Они имеют важное значение для решения проблем медицины, сельского хозяйства, микробиологической промышленности.

Генетическая (генная) инженерия – это раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием *in vitro* новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена. Возникла в 1972, когда в лаборатории П.Берга (Станфордский ун-т, США) была получена первая рекомбинантная (гибридная) ДНК (рекДНК), в которой были соединены фрагменты ДНК фага лямбда и кишечной палочки с кольцевой ДНК обезьяньего вируса SV40.

Совокупность методов исследования наследственных свойств организма (его генотипа) называется генетическим анализом. В зависимости от задачи и особенностей изучаемого объекта генетический анализ проводят на популяционном, организменном, клеточном и молекулярном уровнях.

Основу генетического анализа составляет гибридологический анализ, основанный на анализе наследования признаков при скрещиваниях. Гибридологический анализ, основы которого разработал основатель современной генетики Г. Мендель (1835), основан на следующих принципах.

1. Использование в качестве исходных особей (родителей), форм, не дающих расщепления при скрещивании, т.е. константных форм
2. Анализ наследования отдельных пар альтернативных признаков, то есть признаков, представленных двумя взаимоисключающими вариантами.
3. Количественный учет форм, выщепляющихся в ходе последовательных скрещиваний и использование математических методов при обработке результатов.
4. Индивидуальный анализ потомства от каждой родительской особи.
5. На основании результатов скрещивания составляется и анализируется схема скрещиваний.

Гибридологическому анализу обычно предшествует селекционный метод. С его помощью осуществляют подбор или создание исходного материала, подвергающегося дальнейшему анализу (напр., Г.Мендель, который по существу является основоположником генетического анализа, начинал свою работу с получения константных – гомозиготных-форм гороха путем самоопыления);

Цитогенетический метод. Заключается в цитологическом анализе генетических структур и явлений на основе гибридологического анализа с целью сопоставления генетических явлений со структурой и поведением хромосом и их участков (анализ хромосомных и геномных мутаций, построение цитологических карт хромосом, цитохимическое изучение активности генов и т.п.). Частные случаи цитогенетического метода – кариологический, кариотипический, геномный анализ.

Популяционный метод. На основе популяционного метода изучают генетическую структуру популяций различных организмов: количественно оценивают распределение особей разных генотипов в популяции, анализируют динамику генетической структуры популяций под действием различных факторов (при этом используют создание модельных популяций).

Молекулярно-генетический метод представляет собой биохимическое и физико-химическое изучение структуры и функции генетического материала и направлен на выяснение этапов пути «ген-признак» и механизмов взаимодействия различных молекул на этом пути.

Мутационный метод позволяет (на основе всестороннего анализа мутаций) установить особенности, закономерности и механизмы мутагенеза, помогает в изучении структуры и функции генов. Особое значение мутационный метод приобретает при работе с организмами, размножающимися бесполом путем, и в генетике человека, где возможности гибридологического анализа крайне затруднены.

Генеалогический метод (метод анализа родословных). Позволяет проследить наследование признаков в семьях. Используется для определения наследственного или ненаследственного характера признака, доминантности или рецессивности, картирования

хромосом, т.е. для установления принадлежности гена, кодирующего данный признак, к определенной группе сцепления, сцепленности с X- или Y-хромосомами, для изучения мутационного процесса, особенно в случаях, когда необходимо отличить вновь возникшие мутации от тех, которые носят семейный характер, т.е. возникли в предыдущих поколениях. Как правило, генеалогический метод составляет основу для заключений при медико-генетическом консультировании (если речь не идет о хромосомных болезнях).

Близнецовый метод, заключающийся в анализе и сравнении изменчивости признаков в пределах различных групп близнецов, позволяет оценить относительную роль генотипа и внешних условий в наблюдаемой изменчивости. Особенно важен этот метод при работе с малоплодовитыми организмами, имеющими поздние сроки наступления половой зрелости (напр., крупный рогатый скот), а также в генетике человека.

Феногенетический метод. Позволяет установить степень влияния генов и условий среды на развитие изучаемых свойств и признаков в онтогенезе. Изменение в кормлении и содержании животных влияет на характер проявления наследственно обусловленных признаков и свойств.

Биометрический метод (статистический анализ). Представляет собой ряд математических приемов, позволяющих определить степень достоверности полученных данных. Установить вероятность различий между показателями опытных и контрольных групп животных.

Задачи генетики:

1. Изучает способы хранения генетической информации у разных организмов и ее материальные носители.
2. Анализирует способы передачи наследственной информации от одного поколения к другому.
3. Выявляет механизмы и закономерности реализации генной информации в процессе индивидуального развития и влияние на них условий внешней среды обитания.
4. Изучает закономерности и механизмы изменчивости, и ее роль в приспособительных реакциях и в эволюционном процессе.
5. Изыскивает способы исправления поврежденной генетической информации.

### **Контрольные вопросы**

- 1.1. На каких принципах основан гибридологический анализ?
- 1.2. Что изучает фундаментальная и прикладная генетика?
- 1.3. Перечислите основные методы изучения генетики сельскохозяйственных животных. Что такое наследственность? Приведите примеры.
- 1.4. Охарактеризуйте основные этапы развития генетики.
- 1.5. Что изучает генетика и каково ее место среди других биологических наук?
- 1.6. Какова роль отечественных ученых в развитии генетики?
- 1.7. Расскажите о генеалогическом методе. Приведите примеры.
- 1.8. Расскажите о цитогенетическом методе. Приведите примеры.
- 1.9. Расскажите о популяционном методе. Приведите примеры.
- 1.10. Расскажите о молекулярно-генетическом методе. Приведите примеры.

### **Тест для самопроверки**

1. Что изучает генетика?  
а) обмен веществ; б) наследственность и изменчивость; в) раздражимость; г) воспроизведение.
2. Генетика имеет большое значение для медицины, так как она  
а) ведет борьбу с эпидемиями; б) создает лекарства для лечения больных; в) устанавливает причины наследственных заболеваний; г) защищает окружающую среду от загрязнения мутагенами.

3. Метод, который применяют для изучения наследования признаков сестрами или братьями, развившимся из одной оплодотворенной яйцеклетки, называют
- а) гибридологическим                      в) цитогенетическим  
б) генеалогическим                        г) близнецовым
4. Изучение закономерностей изменчивости при выведении новых пород животных - задача науки
- а) ботаники                                      в) селекции  
б) физиологии                                г) цитологии
5. В каком году были открыты нуклеиновые кислоты?
- а) 1900, б) 1972, в) 1953, г) 1865
6. Генетической основой формирования количественных полигенных признаков является:
- а) полимерия; б) кодоминантность; в) плейотропия; г) варьирующая экспрессивность;  
д) репрессия генов

## ***Тема 2. Цитологические и молекулярные основы наследственности***

### *Содержание темы*

Строение и свойства хромосом. Понятие о кариотипе. Жизненный цикл клетки. Биологическое и генетическое значение митоза. Цитологические основы размножения. Биологическое и генетическое значение мейоза. Гаметогенез у животных.

### *Методические указания*

Изучение вопросов, поставленных в этой теме, особенно важно для правильного понимания материальной основы и механизма наследственности.

Так как основной формой существования жизни является клетка, необходимо изучить ее строение и выяснить роль различных ее компонентов в передаче наследственности. При этом особое внимание уделяется строению хромосом, как основных носителей наследственной информации.

Для живых организмов характерно постоянство числа хромосом. Разные виды живых существ отличаются друг от друга по количеству и форме хромосом, находящихся в клеточном ядре. Набор хромосом, типичный для данного вида, получил название кариотипа. Как устанавливается постоянство числа хромосом? Понимание этого явления невозможно без знания процесса деления клеток. На определенной стадии деления (митоза) соматической клетки происходит удвоение числа хромосом, в результате чего при образовании двух дочерних клеток в каждую из них попадает такое количество хромосом, какое было в материнской клетке. В каждой соматической клетке содержится по две одинаковых хромосомы, т.е. по форме и величине они парные (гомологичные). Так, например, кариотип крупного рогатого скота – 60 хромосом, или 30 пар, кариотип овцы – 54 хромосомы, или 27 пар.

У высших животных размножение осуществляется половым путем. При оплодотворении происходит слияние мужской и женской половых клеток. Если бы половые клетки ничем не отличались от соматических, то в результате оплодотворения новый организм имел бы удвоенное (в сравнении с родителями) число хромосом. Однако этого не происходит, так как процесс деления половых клеток (мейоз) отличается от митоза. В результате мейоза в каждую половую клетку (гамету) попадает уменьшенный вдвое (гаплоидный) набор хромосом, а в зиготе (оплодотворенной клетке) вновь восстанавливается удвоенное (диплоидное) их количество, чем и обеспечивается постоянство кариотипа.

### *Теоретическая часть*

Элементарной структурной и функциональной единицей живого является клетка. Наука, изучающая строение и функции клеток называется цитология (греч. cellula, cytos – оболочка, покров, панцирь).

Клетка – это наименьшая самовоспроизводящая единица жизни, на уровне клетки протекают рост и развитие, размножение клеток, обмен веществ и энергии.

Среди живых организмов встречаются два типа организации клеток: прокариоты («предядерные» - к ним относят бактерии и сине-зеленые водоросли) и эукариоты («обладающие настоящим ядром» - к ним относят все одно- и многоклеточные организмы – растения, грибы и животных).

В 1838 – 39 гг. Т. Шванном, М. Шлейденем была сформулирована клеточная теория как одно из величайших научных обобщений XIX века. Позднее, в 1858 г. Р. Вирхов внес существенные уточнения в ее формулировку. Современная клеточная теория содержит следующие положения:

- клетка – основная единица строения и развития всех живых организмов;
- клетки всех организмов сходны по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности;
- каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки;
- В многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемой ими функции и образуют ткани. Из тканей состоят органы, которые тесно связаны между собой и подчинены системам регуляции.

Внутреннее строение клетки долгое время было загадкой для ученых; считалось, что мембрана ограничивает протоплазму – некую жидкость, в которой и происходят все биохимические процессы. Благодаря электронной микроскопии тайну протоплазмы удалось раскрыть, и сейчас известно, что внутри клетки имеются цитоплазма, в которой присутствуют различные органоиды, и генетический материал в виде ДНК, собранный, в основном, в ядре (у эукариот).

Цитоплазма и её органоиды. Цитоплазма представляет собой водянистое вещество – цитозоль (90 % воды), в котором располагаются различные органеллы, а также питательные вещества (в виде истинных и 7 коллоидных растворов) и нерастворимые отходы метаболических процессов. В цитозоле протекает гликолиз, синтез жирных кислот, нуклеотидов и других веществ.

Митохондрии иногда называют «клеточными электростанциями». Это спиральные, округлые, вытянутые или разветвлённые органеллы, длина которых изменяется в пределах 1,5–10 мкм, а ширина – 0,25–1 мкм. Митохондрии могут изменять свою форму и перемещаться в те области клетки, где потребность в них наиболее высока. В клетке содержится до тысячи митохондрий, причём это количество сильно зависит от активности клетки.

Эндоплазматическая сеть – это сеть мембран, пронизывающих цитоплазму эукариотических клеток. Её можно наблюдать только при помощи электронного микроскопа. Эндоплазматическая сеть связывает органеллы между собой, по ней происходит транспорт питательных веществ. Гладкая ЭПС имеет вид трубочек, стенки которых представляют собой мембраны, сходные по своей структуре с плазматической мембраной. В ней осуществляется синтез липидов и углеводов.

Рибосомы – мелкие (15–20 нм в диаметре) органеллы, состоящие из р-РНК и полипептидов. Важнейшая функция рибосом – синтез белка. Их количество в клетке весьма велико: тысячи и десятки тысяч. Рибосомы могут быть связаны с эндоплазматической сетью или находиться в свободном состоянии. В процессе синтеза обычно одновременно участвуют множество рибосом, объединённых в цепи, называемые полирибосомами.

Аппарат Гольджи представляет собой стопку мембранных мешочков (цистерн) и связанную с ними систему пузырьков. На наружной, вогнутой стороне стопки из пузырьков (отпочковывающихся, по-видимому, от гладкой эндоплазматической сети) постоянно образуются новые цистерны, на внутренней стороне цистерны превращаются обратно в пузырьки. Основной функцией аппарата Гольджи является транспорт веществ в

цитоплазму и внеклеточную среду, а также синтез жиров и углеводов, в частности, гликопротеина муцина, образующего слизь, а также воска, камеди и растительного клея. Аппарат Гольджи участвует в росте и обновлении плазматической мембраны и в формировании лизосом.

Лизосомы представляют собой мембранные мешочки, наполненные пищеварительными ферментами. Особенно много лизосом в животных клетках, здесь их размер составляет десятые доли микрометра. Лизосомы расщепляют питательные вещества, переваривают попавшие в клетку бактерии, выделяют ферменты, удаляют путём переваривания ненужные части клеток. Лизосомы также являются «средствами самоубийства» клетки: в некоторых случаях (например, при отмирании хвоста у головастика) содержимое лизосом выбрасывается в клетку, и она погибает.

Пероксисомы (микротельца) имеют округлые очертания и окружены мембраной. Их размер не превышает 1,5 мкм. Пероксисомы связаны с эндоплазматической сетью и содержат ряд важных ферментов, в частности, каталазу, участвующую в разложении перекиси водорода.

Почти во всех эукариотических клетках имеются полые цилиндрические органеллы диаметром около 25 нм, называемые микротрубочками. В длину они могут достигать нескольких микрометров. Стенки микротрубочек сложены из белка тубулина. В клетках животных и низших растений встречаются центриоли – мелкие полые цилиндры длиной в десятые доли микрометра, построенные из 27 микротрубочек. Во время деления клетки они образуют веретено, вдоль которого выстраиваются хромосомы. Центриолям по структурам идентичны базальные тельца, содержащиеся в жгутиках и ресничках. Эти органеллы вызывают биение жгутиков. Другая функция микротрубочек – транспорт питательных веществ. Микротрубочки представляют собой достаточно жёсткие структуры и поддерживают форму клетки, образуя своеобразный цитоскелет. С опорой и движением связана и ещё одна форма органелл – микрофиламенты – тонкие белковые нити диаметром 5–7 нм.

Особую роль в хранении и передаче наследственной информации выполняют хромосомы, впервые обнаруженные Флемингом (1882 г.) и Страсбургером (1884 г.). Термин «хромосома» предложил Вальдейер в 1888 г.

Хромосомами называются постоянные компоненты ядра клетки, имеющие особую организацию, функциональную специфичность, способные к самовоспроизведению и сохранению свойств на протяжении всего онтогенеза. Выполняя функции сохранения, передачи и реализации наследственной информации, они способны к изменению своей структуры и морфологии. В интерфазном ядре они выполняют функции транскрипции и репликации, поэтому находятся в деконденсированном (неуплотнённом) состоянии, имеют вид тонких деспирализованных нитей, представляющих собой комплексы ДНК и основных белков – гистонов. Во время деления клетки основная функция хромосом – сохранение и передача наследственной информации в дочерние клетки, поэтому они находятся в компактном (конденсированном) состоянии, обусловленном максимальной спирализацией хроматиновых нитей. Наиболее четко морфологические особенности хромосом проявляются в метафазе митоза, поэтому подсчет числа хромосом, определение их размеров, описание и идентификацию проводят именно в этой фазе. Особенно важным для генетики было открытие в конце XIX столетия (К. Рабль, Е. Ван-Бенедин и Т. Бовери) постоянства и парности числа, а также индивидуальности хромосом для каждого вида.

Г.А. Левитский (1931 г.) установил единый принцип морфологического строения метафазных хромосом. Каждая метафазная хромосома состоит из двух хроматид, имеет определенную длину и форму, которая зависит от положения первичной или центрической перетяжки. В области первичной перетяжки расположен центромер (или кинетохор), к которому прикрепляются тянущие нити митотического веретена. Кроме центромера некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку. Такие хромосомы называются спутничными, иногда бывает несколько спутников. В районе вторичной

перетяжки образуется ядрышко. В некоторых тканях находятся политенные хромосомы и хромосомы типа ламповых щеток. Хромосомы имеют сложное химическое строение и не 90% состоят из дизоксирибонуклеопротеидов. При специфическом окрашивании в каждой хромосоме выявляются эухроматиновые и гетерохроматиновые зоны. Эухроматиновые зоны окрашиваются слабо, их рассматривают как активные зоны хромосом, содержащие основной комплекс работающих генов. Гетерохроматиновые зоны хромосомы окрашиваются более интенсивно. Предполагается, что в них находятся блоки идентичных генов, обладающих сходным действием и малоактивных в онтогенезе. Совокупность хромосом соматической клетки данного вида называется кариотипом.

Кариотип характеризуется числом, формой и размерами хромосом, а также распределением гетерохроматина. В кариотипе хромосомы представлены гомологичными парами ( $2n$ ). При изучении кариотипа изучают морфологические параметры к которым относятся абсолютная длина хромосомы, плечевой индекс, центромерный индекс, процент гетерохроматиновой зоны. При описании кариотипа используют условные обозначения для идентификации по длине, а также составляют формулу кариотипа.

Изучение кариотипа является основным цитогенетическим методом, который широко используется как в генетике растений и животных, так и в генетике человека. В 1974 г. открыт митоз у растительных клеток (И.Д. Чистяков), в 1978 г. – у животных клеток (В. Флеминг, П.И. Перелишко). В 1882 г. – открытие мейоза у животных (В. Флеминг).

Таким образом, клетка – это единая взаимосвязанная система органелл, обеспечивающая жизнедеятельность клетки, сохранение и реализацию наследственной информации. Одновременно шло изучение половых клеток и механизма оплодотворения у животных и растений. В 1975 г. впервые обнаружено слияние ядра сперматозоида с ядром яйцеклетки у иглокожих (О. Гертвиг), а в 1880-1884 гг. – у растений (Н.Н. Горожанкин, Э. Страсбургер).

Самое главное в процессе оплодотворения – это слияние мужского и женского пронуклеусов. Оплодотворение – процесс видоспецифичный, то есть спермии одного вида организмов, как правило, не оплодотворяют яйца другого вида. В яйцо проникают только ядро и одна из центриол спермия. Ядро сливается с женским пронуклеосом, а центриоль делится и начинается формирование веретена первого деления. Таким образом, спермий, проникая в яйцо, выполняет ряд функций: 1) стимулирует яйцо к развитию; 2) передает гаплоидный набор хромосом в качестве отцовского генетического вклада во вновь формирующуюся зиготу; 3) вносит в яйцо центриоль, участвующую в механизме клеточного деления.

Основным способом размножения соматических клеток является митоз (непрямое деление), который обеспечивает дочерние клетки идентичной с материнской клеткой генетической информацией.

Гораздо реже клетки делятся путем амитоза, который не обеспечивает равенства генетического материала у дочерних клеток. Путем амитоза делятся клетки простейших организмов и некоторые специализированные клетки животных и растений.

При митозе же разные поколения соматических клеток содержат одинаковое количество генетического материала, идентичного по своим функциям материнской клетке. Это достигается особым механизмом вначале самоудвоения, а затем равного распределения в обе дочерние клетки наследственного материала (ДНК и хромосом) в митотическом цикле. Изучая митотический цикл, обратите внимание на современное представление о процессах, протекающих в интерфазе (в разные периоды  $G_1$ ,  $S$ ,  $G_2$ ). Хромосомы в период интерфазы находятся в развернутом и наиболее активном состоянии (в молекулярный микроскоп не видны и отсюда название – интерфаза). Однако это самая важная фаза митотического цикла. Метаболические процессы клетки в этой фазе совершаются с наибольшей активностью и по продолжительности времени, интерфаза, в несколько раз превосходит сам митоз. В интерфазе происходит синтез продуктов, необходимых для образования клеточных структур. Именно в интерфазе происходит

синтез и удвоение основного наследственного материала – ДНК. Удвоение ДНК происходит полуконсервативным способом: цепи ДНК разделяются, а затем каждая из них достраивает вторую комплементарную нить. Хотя в интерфазе число хромосом не изменяется и продолжает оставаться вплоть до анафазы митоза диплоидным –  $2n$ , однако уже в постсинтетический период интерфазы ( $G_2$ ) количество ДНК в хромосомах удвоенное и составляет 4 с. То есть каждая хромосома содержит удвоенное количество ДНК в виде двух сестринских хроматид. Самоудвоение хроматид (ДНК) служит основой самоудвоения хромосом в процессе митоза.

Будет способствовать пониманию генетических процессов рассмотрение фаз митоза – профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

Другой вид деления клетки – мейоз происходит при формировании половых клеток (гамет). Гаметы у животных образуются в особых органах – гонадах (половых железах): яйцеклетки в яичнике, спермии в семеннике.

Диплоидные клетки, из которых развиваются гаметы, называют оогониями и сперматогониями. Их быстрая пролиферация (от лат. *proles* – потомство и *fero* – несу – разрастание ткани животного или растительного организма в результате размножения клеток) путем митоза приводит к образованию огромного количества клеток (ооцитов). Клетки растут, причем так называемые ооциты первого порядка достигают значительно больших размеров, чем сперматоциты первого порядка. Затем одно за другим происходят два деления созревания: сначала редукционное, в результате которого образуются сперматоциты и ооциты второго порядка, а потом эквационное.

В результате делений созревания образуются четыре гаплоидные клетки. Будущие мужские гаметы – сперматиды одинаковы по размерам, а у особей женского пола продукты деления созревания, неравноценны: ооцит первого порядка, отделяя маленькое направительное, или полярное, тельце, превращается в ооцит второго порядка, а тот, в свою очередь, отделяет еще одно полярное тельце и становится крупной, богатой цитоплазмой зрелой яйцеклеткой. Образовавшиеся полярные тельца в дальнейшем развитии не участвуют.

После деления и созревания яйцеклетка готова к оплодотворению. Сперматиды же должны в процессе сперматогенеза морфологически преобразоваться в подвижные спермии.

В отличие от митоза при первом (редукционном) делении мейоза дочерним клеткам передается половинный набор хромосом соматической клетки. От каждой пары хромосом в две дочерние клетки расходится по одной хромосоме. При этом хромосомы каждой пары расходятся в дочерние клетки случайно и этим обеспечивается комбинаторика негомологичных хромосом в гаметах. То есть в образующуюся гамету обязательно придет полностью гаплоидный набор либо материнский, либо отцовский (хотя это тоже по теории вероятности не исключается). Обязательным является только то, что набор хромосом в гаметах должен быть половинный по отношению хромосомному набору соматической клетки особи, продуцирующей эти гаметы, а сочетание хромосом отцовских и материнских в гаметах может быть самое разное (из всех возможных вариантов по количеству пар негомологичных хромосом в соматической клетке).

Кроме того, в мейозе за счет перекреста (кроссинговера) происходит образование хромосом нового генетического состава в результате обмена участками между парными (материнской и отцовской) хромосомами. Это обеспечивает рекомбинацию генетического материала.

Редукционное деление мейоза, кроме рекомбинации генетического материала является механизмом, обеспечивающим видовое постоянство числа хромосом при половом размножении, поскольку при оплодотворении сливаются гаметы материнская и отцовская и в зиготе восстанавливается видовое постоянство числа хромосом с диплоидным набором. Следует рассмотреть также процессы, происходящее во втором делении мейоза.

Хромосомы в основном состоят из нуклеопротеидов, преимущественно из дезоксирибонуклеопротеидов (ДНП). В состав ДНП входят дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК) и белки.

### Контрольные вопросы и задачи

- 2.1. Строение клетки и функции ее органоидов.
- 2.2. Сформулируйте понятия: гомологичные и половые хромосомы, аутосомы.
- 2.3. Перечислите современные методы картирования хромосом. Поясните значение каждого метода.
- 2.4. В чем основное различие между сперматогенезом и оогенезом?
- 2.5. Нарисуйте схемы митоза и мейоза. Объясните, почему при митозе число хромосом сохраняется, а при мейозе уменьшается ровно вдвое.
- 2.6. В чем отличие прокариотических и эукариотических клеток?
- 2.7. Кариотип, видовое постоянство числа, величины и формы хромосом, парность и диплоидный набор хромосом. Приведите примеры кариотипов основных видов сельскохозяйственных животных.
- 2.8. Строение и свойства хромосом. Их роль в наследственности.
- 2.9. Процесс оплодотворения у животных. Избирательность и случайность оплодотворения.
- 2.10. Генетическая рекомбинация и ее значение.

### Тест для самопроверки

1. Функции ядра клетки:  
а) энергетическая база; б) хранение наследственной информации; в) пищеварительная.
2. Что такое кариотип?  
а) химический состав клетки; б) диплоидный набор хромосом; в) морфологическое строение ядра клетки.
3. Сколько хромосом содержится в кариотипе свиньи?  
а) 36; б) 40; в) 38.
4. Где протекает овогенез?  
а) в яичниках млекопитающих; б) в поджелудочном соке; в) в соматических клетках.
5. Теломера - это:  
а) мера тела; б) структура на конце плеча хромосомы; в) перичентрический участок хромосомы;  
г) сателлит.
6. Что такое клеточный цикл?  
а) интерфаза; б) интерфаза + митоз; в) деление соматических клеток.
7. Где располагается центромера метацентрических хромосом?  
а) в центре; б) несколько сдвинута к одному концу; в) сильно сдвинута к одному концу;  
г) у одного конца.
8. Что такое "хроматида"?  
а) половая хромосома; б) одна из гомологичных хромосом; в) одна из нитей, входящих в состав хромосомы; г) первичная перетяжка хромосомы.
9. В чем заключается биологическое значение мейоза?  
а) рекомбинация родительских генов; б) сокращение числа хромосом в два раза; в) сохранение диплоидного набора хромосом в дочерних клетках.
10. Что такое гамета?  
а) половая клетка; б) половая железа; в) соматическая клетка.

### **Тема 3. Основы генетического анализа**

#### *Содержание темы*

Особенности и принципиальное значение метода гибридологического анализа, разработанного Менделем. Понятие о генотипе и фенотипе. Законы Менделя. Моногибридное, дигибридное и полигибридное скрещивание. Создание хромосомной теории наследственности школы Моргана. Явление сцепленного наследования. Кроссинговер и его типы. Величина перекрёста и линейное расположение генов в хромосоме. Генетические и цитологические карты хромосом.

#### *Методические указания*

Тема особенно важна и интересна для специалиста, так как в ней на конкретных примерах изучаются закономерности наследования признаков. Для понимания правил наследственности, установленные Г. Менделем (доминирования и единообразия первого поколения; расщепления во втором поколении; чистоты гамет и независимого комбинирования признаков), необходимо научиться составлять и анализировать схемы скрещиваний. Необходимо проработать и изучить типы взаимодействия генов.

Изучите закономерности наследования родительских признаков гибридным потомством в первом, втором и последующих поколениях, раскройте явление диминирования и рецессивности признаков.

Проработав тему, необходимо знать и уметь:

- пользоваться терминами: родительское поколение (P), первое гибридное поколение ( $F_1$ ), второе гибридное поколение ( $F_2$ ), доминантность, рецессивность, гомозигота, гетерозигота, расщепление, независимое распределение, неполное доминирование, кодоминирование, летальность, возвратное скрещивание (анализирующее);

- проиллюстрировать с помощью решетки Пеннета скрещивания по одному, двум и большему числу признаков и указать, какие численные соотношения генотипов и фенотипов следует ожидать в потомстве от этих скрещиваний;

- сопоставить типы наследования признаков при скрещиваниях с поведением хромосом во время мейоза и оплодотворения.

Необходимо изучить различный характер распределения генов в половые клетки в зависимости от расположения генов в одной паре или в разных парах хромосом и характер расщепления признаков при независимом и сцепленном наследовании. Кроссинговер как причина неполного сцепления генов, в результате которого происходит рекомбинация генов и расширяется возможность комбинативной изменчивости. Изучите строение генетических и цитологических карт хромосом и их использование.

#### *Теоретическая часть*

В 1860-х годах монах Мендель занялся исследованием наследования признаков. Почему же до Менделя никак не могли найти законы передачи признаков в поколениях?

Дело в том, что до него исследователи выбирали совокупность признаков одного индивида, с которыми было сложнее разбираться, нежели с одним признаком. До него передача признаков рассматривалась часто как единый комплекс (типа – у нее лицо бабушкино, хотя отдельных признаков тут очень много). А Мендель регистрировал передачу каждого признака в отдельности, независимо от того, как передались потомкам другие признаки.

Важно, что Мендель выбрал для исследования признаки, регистрация которых была предельно простой. Это признаки дискретные и альтернативные:

1. дискретные (прерывистые) признаки: данный признак либо присутствует, либо отсутствует. Например, признак цвета: горошина либо зеленая, либо не зеленая.
2. альтернативные признаки: одно состояние признака исключает наличие другого состояния.

При скрещивании Мендель исследовал передачу признаков от родителей к их потомкам. Горох – самоопылитель. Для того, чтобы получить потомство от двух разных родителей (гибриды), ему нужно было сделать так, чтобы растения не самоопылялись.

Для этого он удалял у одного родительского растения тычинки, и переносил на него пыльцу с другого растения. В этом случае образовавшиеся семена были гибридными. Все гибридные семена в первом поколении оказались одинаковыми. Все они оказались гладкими. Проявившееся состояние признака мы называем доминантным (значение корня этого слова - господствующий). Другое состояние признака (морщинистые семена) у гибридов не обнаруживалось. Такое состояние признака мы называем рецессивным (уступающим).

Мендель скрестил растения первого поколения внутри себя и посмотрел на форму получившихся горошин (это было второе поколение потомков скрещивания). Основная часть семян оказалась гладкой. Но часть была морщинистой, точно такой же у исходного родителя (если бы мы говорили про собственную семью, то сказали бы, что внук был точно в дедушку, хоть у папы с мамой этого состояния признака не было совсем). Он провел количественное исследование того, какая доля потомков относится к одному классу (гладкие – доминантные), а какая к другому классу (морщинистые - рецессивные). Оказалось, что морщинистых семян получилась примерно четверть, а три четверти - гладких.

Мендель провел такие же скрещивания гибридов первого поколения по всем остальным признакам: цвету семян, окраски цветка и др. Он увидел, что соотношение 3:1 сохраняется.

Мендель провел скрещивание и в одном направлении (папа с доминантным признаком, мама – с рецессивным) и в другом (папа с рецессивным признаком, мама с доминантным). При этом качественные и количественные результаты передачи признаков в поколениях были одинаковыми. Из этого можно сделать вывод, что и женские и отцовские задатки признака вносят одинаковый вклад в наследование признака у потомства.

То, что в первом поколении проявляется признак только одного родителя, мы называем **законом единообразия гибридов первого поколения** или законом доминирования.

Во втором поколении происходит расщепление и по генотипу (1:2:1) и по фенотипу (3:1), поэтому закон называется **законом расщепления**.

У человека насчитывается около 5 тыс. морфологических и биохимических признаков, которые наследуются достаточно четко по Менделю.

Во времена Менделя еще ничего не было известно о мейозе, хотя про ядерное строение клетки уже знали. То, что в ядре содержится вещество, названное нуклеином, стало известно только через пару лет после открытия законов Менделя, причем это открытие с ним никак не было связано.

Все выводы вышеизложенного материала можно сформулировать следующим образом:

1) Каждый наследственный признак определяется отдельным наследственным фактором, задатком; в современном представлении эти задатки соответствуют генам;

2) Гены сохраняются в чистом виде в ряду поколений, не утрачивая своей индивидуальности: это явилось доказательством основного положения генетики: ген относительно постоянен;

3) Оба пола в равной мере участвуют в передаче своих наследственных свойств потомству;

4) Редупликация равного числа генов и их редукция в мужских и женских половых клетках; это положение явилось генетическим предвидением существования мейоза;

5) Наследственные задатки являются парными, один – материнский, другой – отцовский; один из них может быть доминантным, другой – рецессивным; это положение соответствует открытию принципа аллелизма: ген представлен минимум двумя аллелями.

К законам наследования относятся **закон расщепления** наследственных признаков в потомстве гибрида и **закон независимого комбинирования наследственных признаков**

(третий закон Менделя). Эти два закона отражают процесс передачи наследственной информации в клеточных поколениях при половом размножении. Их открытие явилось первым фактическим доказательством существования наследственности как явления.

Признак, который присутствует у большинства особей в естественных условиях обитания, называется диким типом. Наиболее распространенный признак часто оказывается доминантным. Такая связь может иметь приспособительное значение, полезное для вида.

Закономерности наследования открыты при исследовании качественных признаков. Большинство наших признаков – количественные. Величины значений признаков в представительной выборке особей данного вида характеризуются определенной средней и шириной ее варьирования, которая называется нормой реакции и зависит как от генотипа, так и от условий формирования признака.

Если мы знаем характер генетического контроля признака, то мы можем предсказать с определенной вероятностью фенотип на основе генотипа (если он известен). Если мы не знаем, как признак контролируется, то мы будем в полном неведении, и не сможем ничего сказать относительно признаков будущих поколений. Если мы знаем связь между генотипом и фенотипом, то мы можем сделать определенные предсказания о развитии признака (например, болезни) и, в некоторых случаях, предпринять действия полезные индивиду. Для этого нам надо установить генотип. Сейчас эта задача технически разрешима (поскольку секвенирование генома человека проведено), хотя и непомерно дорога.

В реальности нам дано лишь наблюдать проявление признака в поколениях и на основе этого создавать модель генетического контроля формирования признака, которая может быть верна лишь в данных конкретных условиях. Но, тем не менее, если мы создали такую модель, то мы можем в этом случае иметь средства для регуляции какого-то признака, в частности, повлиять на возникновение или ход какой-либо болезни. Таким образом, генетический контроль и его изучение имеет большое практическое, в частности, медицинское, значение. И в основе всего лежат менделевские закономерности, которые могут проявляться по-разному в зависимости от конкретных особенностей генотипа и среды.

Гены в различных локусах могут давать вклад в развитие одной и той же фенотипической характеристики. На животных это применяется на пушных зверьках в звероводческих фермах. За счет определенного подбора аллелей десятков известных генов, определяющих окраску шерсти, можно получить большое разнообразие окрасок шкур пушных зверьков, причем заранее планировать, сколько и каких типов окраски получится.

Если два разных гена взаимодействуют при формировании признака и их действие складывается, то такое действие генов называют кумулятивным (накапливающимся).

Породы собак: для того, чтобы получить какие-то определенные зафиксированные признаки породы, проводили близкородственное скрещивание, пока эти признаки не закреплялись в гомозиготном состоянии, и далее при скрещивании собак одной породы расщепление по этому признаку больше не может происходить – признак становится стабильным, типичным для породы.

Каждая порода собак обладает своими признаками, и эти признаки стабильны в поколениях, поскольку каждую породу характеризует свой набор гомозиготных локусов, определяющих эти признаки. У каждой породы собак как свой набор гомозиготных локусов (у других пород они могут быть и гетерозиготны). Однако у одних пород данный локус гомозиготен по одним аллелям, а других тот же локус может быть гомозиготен по другим аллелям, что и определяет стабильные различия между породами (например, по окрасу). Ясно, что у каждой породы какие-то локусы остаются гетерозиготными, и собаки

одной породы по этим признакам будут различаться, но это те признаки, которые данную породу не определяют.

Если скрестить собак разных пород, то получится дворняжка. У нее по большинству генов гетерозиготное состояние, соответствующее предковым формам. Дарвин в свое время подметил, что если скрещивать разные породы голубей, получается все время сизарь. Это происходит из-за утраты у гибрида гомозиготности характерной для каждой из родительских пород. А в гетерозиготных локусах один из аллелей, как правило, оказывается дикого типа, поэтому и выглядят гибриды сизарями – это дикий тип для всех пород голубей.

По генам окраски меха у норки в настоящее время установлено около 20 серий множественных аллелей. При скрещивании гетерозиготных норок между собой во втором поколении будет расщепление, типичное для дигибридного скрещивания в соотношении 9:3:3:1, или 56% норок с дикой окраской меха, 19% – алеутских, 19% – платиновых и 6% с сапфировой окраской меха. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов: если у какого-то вида есть какой-то набор вариантов признаков, и мы рассматриваем близкородственный вид, то у него тоже может быть выявлен тот же набор признаков. Этот закон основан на том, что у близкородственных видов и набор аллелей в ДНК может быть сходен.

Проявление признака может зависеть также от пола индивида. Существуют признаки, гены которых могут находиться в аутосомах или половых хромосомах обоих полов, но проявляются лишь у одного из них. Такие признаки называют ограниченными полом. Например, быки несут гены, определяющие молочность дочерей, но гены свое действие у быков не проявляют. Гены казеинов – белков молока – это случай наиболее строгого контроля транскрипции ограниченной полом. Они действуют у особей как женского, так и мужского пола. Разница уровней экспрессии между ними составляет 1 на 100 000. Петухи также несут гены яйценоскости и размера яиц дочерей, хотя у петухов действие этих генов подавлено. Когда проводится селекция, учитывается этот факт. Здесь существенен генетический контроль признаков.

Если два разных гена находятся в разных хромосомах, то определяемые ими признаки наследуются независимо, новые комбинации признаков в потомстве появляются.

В профазе I мейоза папина и мамина хромосомы объединяются друг с другом (конъюгация), и может происходить их кроссинговер (перекрест). То есть, когда они потом расходятся, оказывается, что они поменялись своими кусочками. Гомологичные хромосомы, у которых произошел обмен кусочками, называются рекомбинантными. Две из четырех гамет, образовавшихся в мейозе 2, – рекомбинантные (две другие – родительского типа).

Если перекреста не происходит, то все гаметы – родительского типа. В результате одиночного перекреста половина гамет – рекомбинантная, половина – нерекомбинантная, однако рекомбинация происходит лишь в части клеток, доля которых зависит от расстояния между локусами (чем дальше они друг от друга, тем больше доля кроссоверных гамет).

Рекомбинация происходит после последнего удвоения хромосом в мейозе. Такой вывод можно сделать из того, что наряду с рекомбинантными продуктами одного мейоза (свидетельствующими, что рекомбинация прошла) есть и нерекомбинантные продукты того же мейоза. А если бы рекомбинация проходила до репликации, то все хромосомы в данной мейозе были бы рекомбинантными.

Гены, расположенные в одной паре гомологичных хромосом наследуются единой группой. Морган назвал ее группой сцепления. Совместное наследование генов, ограничивающее свободное их комбинирование, называют сцеплением генов.

Томас Гент Морган первым обнаружил сцепленное наследование признаков (вначале сцепление с полом, а затем и признаков друг с другом) и генетическую

рекомбинацию между ними и доказал, чем больше расстояние между генами, тем выше вероятность рекомбинации между ними. Все это явилось генетической основой хромосомной теории наследственности, за что ему была присуждена Нобелевская премия.

На основании экспериментов с плодовой мушкой дрозофилой Морганом и его учениками была разработана хромосомная теория наследственности. Эта теория включает следующие положения:

1. Ген – это элементарный наследственный фактор (термин «элементарный» означает «неделимый без потери качества»). Ген представляет собой участок хромосомы, отвечающий за развитие определенного признака. Иначе говоря, гены локализованы в хромосомах.

2. В одной хромосоме могут содержаться тысячи генов, расположенных линейно (подобно бусинкам на нитке). Эти гены образуют группы сцепления. Число групп сцепления равно числу хромосом в гаплоидном наборе.

3. Если гены сцеплены между собой, то возникает эффект и сцепленного наследования признаков, т.е. несколько признаков наследуются так, как будто они контролируются одним геном. При сцепленном наследовании в череде поколений сохраняются исходные сочетания признаков.

4. Сцепление генов не абсолютно: в большинстве случаев гомологичные хромосомы обмениваются аллелями в результате перекреста (кроссинговера) в профазе первого деления мейоза. В результате кроссинговера образуются кроссоверные хромосомы. С участием кроссоверных хромосом в последующих поколениях у кроссоверных особей должны появляться новые сочетания признаков.

5. Вероятность появления новых сочетаний признаков вследствие кроссинговера прямо пропорциональна физическому расстоянию между генами. Это позволяет определять относительное расстояние между генами и строить генетические (кроссоверные) карты разных видов организмов.

#### Принципы генетического картирования

Альфред Стёртевант (сотрудник Моргана) предположил, что частота кроссинговера на участке между генами, локализованными в одной хромосоме, может служить мерой расстояния между генами. Иными словами, частота кроссинговера, выражаемая отношением числа кроссоверных особей к общему числу особей, прямо пропорциональна расстоянию между генами. Тогда можно использовать частоту кроссинговера для того, чтобы определять взаимное расположение генов и расстояние между генами.

Генетическое картирование – это определение положения какого-либо гена по отношению к двум (как минимум) другим генам. Постоянство процента кроссинговера между определенными генами позволяет локализовать их. Единицей расстояния между генами служит 1 % кроссинговера; в честь Моргана эта единица называется морганидой (М).

На первом этапе картирования необходимо определить принадлежность гена к группе сцепления. Чем больше генов известно у данного вида, тем точнее результаты картирования. Все гены разбивают на группы сцепления. Число групп сцепления соответствует гаплоидному набору хромосом. Например, у *D. melanogaster* 4 группы сцепления, у кукурузы – 10, у мыши – 20, у человека – 23 группы сцепления. Как правило, число генов в группах сцепления зависит от линейных размеров соответствующих хромосом. Так, у плодовой мушки имеется одна (IV) точечная (при анализе в световом микроскопе) хромосома. Соответственно число генов в ней во много раз меньше, чем в остальных, значительно превосходящих ее по длине. Следует также отметить, что в гетерохроматических районах хромосом генов нет или почти нет, поэтому протяженные области конститутивного гетерохроматина могут несколько изменить пропорциональность числа генов и длины хромосомы.

На основании генетического картирования составляются генетические карты. На генетических картах крайнему гену (т.е. наиболее удаленному от центromеры) соответствует нулевая (исходная) точка. Удаленность какого-либо гена от нулевой точки обозначается в морганидах.

### Контрольные вопросы, задачи

3.1. Когда и кем была создана хромосомная теория наследственности? В чем заключается ее сущность?

Задача: Составьте карту хромосомы, содержащую гены А, В, С, Д, Е, если частота кроссинговера между генами С и Е равна 5%, С и А – 14%, А и Е – 19%, В и Е – 12%, А и В – 7%, Д и Е – 2%, Д и С – 3%.

3.2. Приведите примеры всех типов взаимодействия аллельных генов: доминирования полного и неполного, кодминирования и сверхдоминирования.

Задача: У крупного рогатого скота сплошная окраска «С» доминирует над пегостью «с». Местный малопродуктивный скот, имевший сплошную окраску «С», для повышения продуктивности покрывали черно-пестрым быком остфризской породы «с». Помеси первого поколения вновь были покрыты быком остфризской породы. Какое количество потомков второго поколения будет иметь сплошную, и какое черно-пеструю окраску?

3.3. Приведите примеры влияния наследственности и среды на свойства особи.

Задачи: В результате анализирующего скрещивания получено следующее соотношение фенотипов:

A_B_C_	30	A_bbcc	2	aabbcc	28
A_B_cc	172	aaB_cc	15	aaB_C_	3
A_bbC_	17	aabbC_	172		

Укажите порядок расположения генов и расстояние между ними в морганидах.

3.4. Приведите примеры всех типов взаимодействия неаллельных генов у животных.

Задача: У норок ген «Ф» вызывает серебристо-соболиную окраску – бос, но имеет летальное действие. Его присутствие обуславливает стандартную окраску «фф». Все особи (взрослые) с окраской бос гетерозиготны «Фф». Каково будет расщепление при спаривании таких особей между собой? Как избежать отхода?

3.5. Как вычислить процент кроссинговера?

Задача: У свиней сросстопалость доминирует над нормальным строением ноги (парнокопытностью). Какое ожидается расщепление в потомстве:

а) если гетерозиготный сросстопалый хряк-производитель спарен с гетерозиготной сросстопалой свиноматкой;

б) если хряк с нормальными ногами (парнокопытный) спарен с такой же маткой.

3.6. Дайте определение понятиям: фенотип, генотип, норма реакции.

Задача: У лошадей ген «С», вызывающий серую масть, эпистатирует над геном вороной «В» и рыжей «свв». Каково будет соотношение фенотипов во втором поколении при спаривании вороных и рыжих лошадей с серыми?

3.7. Какие гаметы называются кроссоверными? Приведите примеры.

Задача: Растение кукурузы, гетерозиготное по трем парам генов, скрестили с растением, гомозиготным по рецессивным аллелям этих генов. В полученном потомстве наблюдалось следующее соотношение:

A_B_C_	113	aabbC_	64	aabbcc	105
A_B_cc	70	A_bbC_	17	aaB_cc	21

Определите порядок расположения этих генов в хромосоме и расстояние между ними в процентах кроссинговера.

3.8. Законы Г. Менделя. В чем суть открытий Г. Менделя?

Задача: Признак укороченных ног у кур – «К» (такие куры не разрывают огороды) доминирует над длинноногостью – «к». У гомозиготных по коротконогости цыплят клюв настолько мал, что они не могут пробить яичную скорлупу и гибнут, не вылупившись из яйца. В хозяйстве, разводящем только коротконогих кур, получено 3000 цыплят. Сколько среди них будет коротконогих?

3.9. Практическое значение генетических карт.

Задача: Бык Викинг норвежской опландской породы в результате спаривания со своими дочерьми дал 60 телят (бык и дочери имели нормально развитый позвоночник), из которых 12 имели сильно укороченный позвоночник. Все телята с этим дефектом погибли. Как наследуется этот дефект?

3.10. Гены-модификаторы. Плейотропное действие генов.

Задача: У крупного рогатого скота черная масть (В) доминирует над красной (в), а комолость (Р) над рогатостью (р). В хозяйстве в течение ряда лет скрещивались черные комолые коровы с черными комолыми быками. Было получено 1280 телят, из них 722 черных комолых и 234 – красных комолых. Определите генотипы родителей и количество рогатых телят. Установите, сколько было получено красных рогатых телят?

### Тест для самопроверки

1. Какое расщепление по генотипу будут иметь потомки 2-го поколения при моногибридном скрещивании?  
а) расщепление 1:1; б) расщепление 1:2:1; в) расщепление 3:1.
2. Чем отличается эпистаз от простого доминирования?  
а) эпистаз это взаимодействие неаллельных генов, а доминирование взаимодействие аллельных генов;  
б) эпистаз это взаимодействие аллельных генов, а доминирование взаимодействие неаллельных генов.
3. Что определяет экспрессивность гена?  
а) частоту фенотипического проявления гена в популяции особей, несущих данный ген;  
б) множественное действие гена, когда один ген определяет развитие нескольких признаков;  
в) стойкость передачи признаков от поколения к поколению;  
г) степень проявления эффекта гена, определяющая степень выраженности признака у организма.
4. Тип наследования, при котором развитие признака контролируется несколькими генами:  
а) плейотропия; б) полителия; в) полиплоидия; г) полимерия
5. Кодоминирование – это:  
а) влияние на формирование одного признака нескольких генов;  
б) наличие в популяции нескольких аллелей одного гена;  
в) одинаковая функциональная активность аллелей, благодаря которой в фенотипе гетерозигот проявляются оба аллеля;  
г) неполное подавление одного аллеля другим, в результате гетерозиготы проявляют промежуточные признаки.
6. Как называются гены, отвечающие за один и тот же признак?  
а) аллельные; б) альтернативные; в) неаллельные.
7. Полимерное наследование – это:

- а) наличие нескольких аллелей одного гена в популяции;
- б) необходимость взаимодействия двух доминантных неаллельных генов для формирования признака;
- в) арифметическое сложение действия нескольких доминантных неаллельных генов для усиления проявления признака;
- г) подавления проявления гена рецессивным аллелем из другой неаллельной пары.
8. Если говорят: «У этой овцы длинная тонкая шерсть». О чем идет речь:
- а) о генотипе;
- б) о фенотипе.
9. Что определяет пенетрантность гена?
- а) частоту фенотипического проявления гена в популяции особей, несущих данный ген;
- б) множественное действие гена, когда один ген определяет развитие нескольких признаков;
- в) стойкость передачи признаков от поколения к поколению;
- г) степень проявления эффекта гена, определяющая степень выраженности признака у организма.
10. Способность организма отвечать на воздействия окружающей среды называют
- а) воспроизведением                      в) раздражимостью
- б) эволюцией                                г) нормой реакции
11. Частота кроссинговера зависит от:
- а) количества изучаемых генов; б) удвоения хромосом; в) расстояния между генами;
- г) скорости образования веретен.
12. Какие признаки наследуются сцеплено?
- а) гены, которые находятся в разных аутосомах; б) гены, которые находятся в одной и той же паре гомологичных хромосом; в) гены, которые находятся в половых хромосомах.
13. Назовите причину нарушения сцепления генов:
- а) конъюгация гомологичных хромосом; б) деление хромосом; в) образование бивалентов;
- г) кроссинговер при конъюгации гомологичных хромосом.
14. Одна морганида равна:
- а) количеству некроссоверных особей в потомстве; б) количеству кроссоверных гамет;
- в) количеству некроссоверных гамет; г) 1 % кроссинговера
15. Что такое кроссинговер?
- а) один из типов взаимодействия неаллельных генов; б) соединение парных хромосом по их длине и зигонеме мейоза; в) физический обмен одинаковыми участками гомологичных хромосом.
16. Автором хромосомной теории наследственности является:
- а) Г. Мендель                                в) Г. Харди
- б) Т. Морган                                 г) Н.И. Вавилов
17. Группа сцепления – это:
- а) совокупность генов соматической клетки; б) совокупность хромосом гаметы; в) гены, локализованные в одной хромосоме
- г) пары аллельных генов гомологичных хромосом.
18. Количество групп сцепления в соматических клетках лошади:
- а) 30    б) 23    в) 32    г) 19

#### ***Тема 4. Генетика пола***

##### ***Содержание темы***

Пол как совокупность признаков, обеспечивающих воспроизводство потомства. Типы хромосомного определения пола. Программное, эпигамное и сингамное определение пола. Интерсексуальность. Фримартизм, гермафродитизм, гиандроморфизм,

их теоретическое и практическое значение. Балансовая теория определения пола: хромосомный баланс пола, физиологический баланс пола.

#### *Методические указания*

Формирование пола зависит не только от сочетания половых хромосом, но и от соотношения между числом половых X- хромосом и аутосом. Для особей мужского и женского пола характерна определенная норма этого соотношения. При нарушении общего генного баланса могут появиться особи с отсутствием определенно выраженных признаков мужского или женского пола - так называемые интерсексы. Причины этого явления раскрывает балансовая теория определения пола. Возможны также случаи отклонений в формировании пола при нарушениях в расхождении половых хромосом при мейозе или возникающие после оплодотворения.

Необходимо изучить различный характер распределения генов в половые клетки в зависимости от расположения генов в одной паре или в разных парах хромосом. Ознакомьтесь с хромосомным механизмом определения пола и наследованием признаков, сцепленных с полом.

Изучите вопрос о возможности искусственной регуляции пола у животных. Пол животного обусловлен не только генетически, поэтому при создании соответствующих условий, обеспечивающих благоприятное формирование гамет, зигот и зародышей, появляется возможность изменять численность рождения особей того или иного пола. Изучите методы направленного регулирования соотношения полов.

#### *Теоретическая часть*

Половое размножение свойственно всем живым организмам за исключением тех, которые вторично утратили половой процесс. Определение и развитие пола – сложный процесс, который детерминирован генетически, т.е. находится под контролем генов, а также подвержен влиянию внешней среды. В животном мире господствует раздельнополость, т.е. существуют два типа ясно различающихся в половом отношении организмов – самцы и самки. Различия между ними очень глубокие и затрагивают не только органы, непосредственно участвующие в половом размножении. Половые различия сопровождаются заметными различиями в росте, обмене веществ, инстинктах, а также в тех признаках, которые подвержены воздействию половых желез, например, гребни, рога, волосы, оперение. Гермафродитизм у животных в норме встречается только у немногих видов, например у червей.

Выделяют 4 типа определения пола: первый тип – у человека, у домашних животных и др. мужской пол определяется наличием в соматических клетках хромосом X и Y, женский – XX. Следовательно, мужской пол – гетерогаметный, женский пол – гомогаметный. Второй тип – у домашних птиц, бабочек, пресмыкающихся. Мужской пол имеет хромосомы ZZ, женский пол ZW. Здесь, наоборот, гомогаметный пол у самцов и гетерогаметный – у самок. Третий тип – у кузнечика, клопа (Protenor) 6 пар аутосом и одна X. Самки имеют хромосомы XX – они гомогаметны, самцы – XO – гетерогаметны. В последнем случае мужской пол определяется наличием одной X хромосомы. Четвертый тип – у пчел, ос, муравьев, моли. Самки развиваются из оплодотворенных яиц (у пчел зигота имеет 32 хромосомы), самцы развиваются из неоплодотворенных яиц (яйцеклетка имеет 16 хромосом), т.е. партеногенетически. Диплоидия соматических тканей восстанавливается в процессе развития самца.

К. Бриджерс сформулировал балансовую теорию определения пола. Согласно этой теории, организм бисексуален, он несет в себе задатки мужского и женского пола. Пол определяется во время развития особи на базе баланса мужских и женских генов. Все особи с отношением  $2X:2A = 1$  являются самками, особи с отношением  $1X:2A = 0,5$  – самцами, типы с промежуточными между 1 и 0,5 отношениями являются интерсексами, а отношения больше 1 дают суперсамок, меньше 0,5 – суперсамцов. Аномальное развитие пола при изменении числа наборов аутосом обусловлено нарушением баланса генов,

которые участвуют в развитии пола. Поскольку гены проявляют свое действие в конкретных условиях, то на их функционирование оказывают влияние внешние факторы. Так, потомство триплоидных самок дрозофилы воспитывалось в условиях высокой и низкой температур. В обоих случаях развивались интерсексы, но при высокой температуре преимущественно с признаками самки, а при пониженной – с признаками самца. Таким образом, окончательное развитие пола является результатом сложных взаимодействий генов, локализованных как в половых хромосомах, так и в аутосомах, друг с другом и с факторами окружающей среды.

У человека и мухи, при внешне одинаковой хромосомной формуле нормы (гомогаметный пол, XX, женский; гетерогаметный пол, X Y – мужской), механизм генетического контроля образования пола различен.

У птиц и ряда других групп организмов гомогаметный пол (XX) – мужской, а гетерогаметный пол (XY) – женский, что противоположно тому типу хромосомного определения пола, который оказался зафиксирован эволюцией в линии человека и других млекопитающих.

X хромосома одна из крупных хромосом человека. У женщин таких хромосом две, а у мужчин – одна. Но оба пола живы и здоровы. Почему разница в числе копий X-хромосомы не смертельна, в отличие от ситуации с другими хромосомами?

Чтобы сбалансировать действие генов X хромосомы у мужчин (где X-хромосома одна) и у женщин (где X-хромосомы две) природа предусмотрела инактивацию одной из X-хромосом в каждой клетке женского организма. У женщин одна X-хромосома инактивирована, то есть гены в ней не работают, а работают только в другой хромосоме – не инактивированной. Инактивация вызвана компактизацией хромосомы даже в интерфазе. Поэтому компактизированная хромосома видна при окрашивании – в виде так называемого тельца Барра (слайд). Это один из диагностических признаков женского пола у млекопитающих, что у человека, что у слона. Некомпактизованная X-хромосома, как и все аутосомы, не окрашивается и не видна в интерфазе.

Рассмотрим на примере кошки черепаховой окраски. Поскольку это кошка, а не кот, то генотип у нее XX. В каждой клетке женского организма одна из X-хромосом инактивирована (ее видно как тельце Барра). На X-хромосоме у кошки находится один из генов, определяющих окраску шерсти. У этого гена известны разные аллели, то есть определяющие разный цвет шерсти. Черепаховая кошка гетерозиготна по этим аллелям. Одна из X-хромосом в каждой клетке инактивирована, поэтому только один из двух цветов может проявиться в волоске, сформированном из данной клетки. Поэтому одни волоски одного цвета, а другие – другого. Какая из X-хромосом инактивируется (папина или мамина), и, стало быть, аллель какого цвета будет работать – дело случая. Поэтому такая кошка и имеет черепаховую окраску. Кстати, сыновья у нее будут двух разных цветов в соотношении 1:1.

Еще одно доказательство того, что гены находятся в хромосомах, было получено на мухах дрозофилах, называемых латеральными (боковыми, «сторонними») гинандроморфами. У таких мух после первого деления яйцеклетки в одной из клеток была утрачена X-хромосома. Эта клетка при последующих делениях дала клетки с генотипом XO, поэтому половина тела таких мух сформирована как у самца и во всех ее клетках цитологически наблюдается утрата одной из X-хромосом. Левая половина тела, происходящая из клеток с нормальным генотипом XX, формируется как самка.

Проблема изменения соотношения полов актуальна. Ранее опытами Б.Л. Астаурова была показана возможность получения 100 %-го выхода самцов или самок. Существует 3 метода разделения сперматозоидов: метод седиментации, центрифугирования и электрофореза.

Для животных и человека это было возможно при условии разделения фракций сперматозоидов с X- и Y- хромосомами.

Путем электрофореза В.Н. Шредеру удалось разделить сперму на две фракции. От «анодной» спермы при искусственном осеменении в основном были получены самки, от «катодной» - самцы.

В вязком разбавителе разделяют охлажденную сперму на две фракции. Более тяжелая фракция оседала на дно, а более легкая держалась на поверхности. Осеменяя более тяжелой фракцией, получили – 72 % самок (X –хромосома), а более легкой (Y – хромосома) – 74 % самцов.

Используя различия в массе сперматозоидов с X – и Y- хромосомами, можно разделить их центрифугированием. При центрифугировании спермы X – хромосомные сперматозоиды в основном располагаются на дне пробирки (но разделение не полное)

Для регуляции полов могут быть использованы иммуногенетические методы. В.Н. Шредер предложила иммунизировать производителей «анодной» или «катодной» фракцией сперматозоидов.

В институте Макса Планка в Ганноверте группой ученых под руководством Эриха Шиллинга проведены эксперименты по действию органических кислот на сперматозоиды. Яблочная, лимонная и аскорбиновая подавляют «мужские» семенные клетки, а соляная – «женские».

### Контрольные вопросы, задачи

4.1. Каковы возможности регуляции пола у животных?

**Задача:** У кур позднее оперение «Sk» сцеплено с полом и доминирует над ранним оперением «sk». Укажите генотипы и фенотипы петушков и курочек, полученных от спаривания следующих кур с гомозиготными петухами:

- поздняя курица X ранний петух;
- ранняя курица X поздний петух.

4.2. Как практически можно использовать особенности наследования сцепленных с полом признаков для раннего определения пола у видов, у которых половые различия выявляются в более позднем возрасте?

**Задача:** У кошек гены, определяющие окраску шерсти, сцеплены с полом. Ген «В» дает рыжую окраску, ген «в» – черную, а у гетерозигот «Вв» получается пестрая окраска «черепаховая». Каким будет потомство от спаривания черного кота с пестрой кошкой? С рыжей кошкой?

4.3. Какой пол будет у дрозофилы и человека с набором половых хромосом XXУ? Ответ поясните.

Задачи:

а) Гены D, E и F локализованы в указанном порядке в одной хромосоме. Между D и E перекрест составляет 8%, а между D и F – 25%. Каков перекрест между генами E и F?

б) У небольшой рыбки (*Aplocheilus*) гомогаметным является женский пол, а гетерогаметным – мужской. Пара аллелей «R» и «r», обуславливающих окраску тела, локализована в гомологичных участках половых хромосом. Красный цвет является доминантным, а белый – рецессивным. Определите, какое потомство следует ожидать от скрещивания гетерозиготных рыбок.

4.4. Какие признаки называются сцепленными с полом, ограниченными и контролируемым полом?

**Задача:** Окраска оперения у кур обуславливается локализованным в X-хромосоме геном «В». Доминантная аллель гена «В» обуславливает развитие полосатого оперения, а рецессивная аллель «b» - черного. Определите, какое потомство следует ожидать от скрещивания:

- 1) полосатой курицы и черного петуха;
- 2) полосатой курицы и гетерозиготного полосатого петуха;
- 3) черной курицы и гомозиготного полосатого петуха

4.5. Назовите известные формы генетического нарушения развития пола у млекопитающих, в том числе у человека?

**Задача:** У дрозофилы гены, определяющие развитие красных (доминантный признак) и белых (рецессивный признак) глаз, локализованы в X-хромосоме. Какое потомство следует ожидать от скрещивания:

- 1) красноглазых самца и самки;
- 2) красноглазой самки и белоглазого самца;
- 3) белоглазой самки и красноглазого самца.

4.6. В чем сущность балансовой теории определения пола?

**Задача:** У кур известен сцепленный с полом рецессивный ген с летальным эффектом без видимого проявления. Определите, каким будет соотношение полов в потомстве гетерозиготного по этому гену петуха и нормальной курицы.

4.7. Какой пол называется гетерогаметным, какой гомогаметным и почему?

**Задача:** У канареек ген зеленого оперения «В» и его аллель коричневого оперения «в» расположены в Z-хромосомах. Наличие хохолка «С» и его отсутствие «с» определяется аутосомно. Какое будет потомство в F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> от скрещивания гомозиготной коричневой самки без хохолка с зеленым хохлатым самцом?

4.8. Опишите основные принципы хромосомного определения пола.

**Задача:** У дрозофилы рецессивный аллель белого цвета глаз (а) и его доминантный аллель красного цвета (А) локализованы в X-хромосоме. Какой цвет глаз будет у самок и самцов F<sub>1</sub>, полученных от скрещивания гомозиготной красноглазой самки с белоглазым самцом?

4.9. Каков механизм генетической детерминации пола у млекопитающих и птиц?

**Задача:** У бронзовых индеек иногда наблюдается дрожание тела, которое называется вибрированием. Эта аномалия обусловлена сцепленным с полом рецессивным геном «v». Какова вероятность получения нормальных самцов от скрещивания гетерозиготных по данному гену самцов с аномальными самками?

4.10. Практическое значение генетических карт. Какой пол будет у дрозофил, имеющих следующие наборы хромосом: 3X : 3A, 3X : 2A, X : 2A? Объясните.

**Задача:** У кур рецессивная аллель гена «к» наследуется сцеплено с полом. Если в зиготе не содержится доминантная аллель гена «К», то цыплята погибают до вылупления из яйца. Самец, гетерозиготный по данному гену, был скрещен с нормальными самками. Из яиц вылупились 73 цыпленка.

- 1) Сколько разных генотипов может быть в результате такого скрещивания?
- 2) Сколько цыплят может погибнуть до вылупления из яиц?

### Тест для самопроверки

1. Какие признаки наследуются от матери к сыну?
  - а) гены, которые находятся в аутосомах; б) гены, которые находятся в Y хромосоме; в) гены, которые находятся в X хромосоме.
2. Что означает "гемизиготность"?
  - а) способность организма продуцировать как мужские, так и женские половые клетки;
  - б) содержание у гетерогаметного пола одинарной дозы гена в половой хромосоме;
  - в) генотип, в котором гомологичные хромосомы содержат разные аллели одного гена.

3. Трисомия по половым хромосомам XXУ называется также синдромом...  
а) Шерешевского-Тернера; б) Клайнфельтера; в) Эдвардса; г) Дауна
4. Главная причина рождения в разнополой двойне телок –фримартинов?  
а) семенники развиваются раньше; б) яичники развиваются позднее; в) анастомоз плацентарных кровеносных сосудов обоих плодов.
5. Каким образом у млекопитающих определяется пол у потомков?  
а) пол предопределяет материнский организм; б) пол предопределяет отцовский организм; в) пол определяется случайно; г) пол предопределяется кормлением и другими внешними факторами.
6. Какие признаки называются сцепленными с полом?  
а) признаки, проявляющиеся только у одного пола; б) признаки, контролируемые генами в половых хромосомах; в) признаки, которые различно наследуются у особей разного пола; г) признаки, на которые влияют гены пола.
7. Сколько сортов гамет, различающихся по половым хромосомам, образуется при гаметогенезе у коровы, быка; свиноматки, хряка?  
а) один, два; б) один, два; в) один, один; г) два, два; д) два, два.
8. Сцепленным с полом называются признаки, для которых определяющие их гены расположены в:  
а) аутосомах; б) половых хромосомах; в) ДНК митохондрий.

### ***Тема 5. Организация генетического материала клеток на молекулярном уровне***

#### *Содержание темы*

ДНК - основной материальный носитель наследственности. Химический состав, видовая специфичность и функции нуклеиновых кислот. Генетический код и его свойства. Генетическая и геновая инженерия. Клонирование генов. Сложная структура и биологическая сущность гена. Влияние гена на развитие признака.

#### *Методические указания*

ДНК является основным материальным носителем наследственной информации. Изучите структуру и функции нуклеиновых кислот, репликацию ДНК, транскрипцию и трансляцию, генетический код, синтез белка в клетке и его регуляцию, современное представление о гене, задачи и проблемы генетической инженерии.

#### *Теоретическая часть*

Нуклеиновые кислоты – это линейные неразветвленные гетерополимеры, мономерами которых являются нуклеотиды, связанные фосфодиэфирными связями.

Нуклеотиды – это органические вещества, молекулы которых состоят из остатка пентозы (рибозы или дезоксирибозы), к которому ковалентно присоединены остаток фосфорной кислоты и азотистое основание. Азотистые основания в составе нуклеотидов делятся на две группы: пуриновые (аденин и гуанин) и пиримидиновые (цитозин, тимин и урацил). Дезоксирибонуклеотиды включают в свой состав дезоксирибозу и одно из азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), тимин (Т), цитозин (Ц). Рибонуклеотиды включают в свой состав рибозу и одно из азотистых оснований: аденин (А), гуанин (Г), урацил (У), цитозин (Ц).

Существует два типа нуклеиновых кислот: ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота). Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение, воспроизведение и реализацию генетической (наследственной) информации. Эта информация отражена (закодирована) в виде нуклеотидных последовательностей. В частности, последовательность нуклеотидов отражает первичную структуру белков (см. ниже). Соответствие между аминокислотами и кодирующими их нуклеотидными последовательностями называется генетическим кодом. Единицей генетического кода ДНК и РНК является триплет – последовательность из трех нуклеотидов.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) – это нуклеиновая кислота, мономерами которой являются дезоксирибонуклеотиды. ДНК является первичным носителем наследственной информации. Это означает, что вся информация о структуре, функционировании и развитии отдельных клеток и целостного организма записана в виде нуклеотидных последовательностей ДНК.

Нуклеиновые кислоты были открыты Мишером в 1868 г. Однако лишь в 1924 г. Фельген доказал, что ДНК является обязательным компонентом хромосом. В 1944 г. Эвери, Мак-Леод и Мак-Карти установили, что ДНК играет решающую роль в хранении, передаче и реализации наследственной информации.

Существует несколько типов ДНК: А, В, Z, Т-формы. Из них в клетках обычно встречается В-форма – двойная правозакрученная спираль, которая состоит из двух нитей (или цепей), связанных между собой водородными связями. Каждая нить представлена чередующимися остатками дезоксирибозы и фосфорной кислоты, причем, к дезоксирибозе ковалентно присоединяется азотистое основание. При этом азотистые основания двух нитей ДНК направлены друг к другу и за счет образования водородных связей образуют комплементарные пары: А=Т (две водородных связи) и Г≡Ц (три водородных связи). Поэтому нуклеотидные последовательности этих цепей однозначно соответствуют друг другу. Длина витка двойной спирали равна 3,4 нм, расстояние между смежными парами азотистых оснований 0,34 нм, диаметр двойной спирали 1,8 нм.

Длина ДНК измеряется числом нуклеотидных пар (сокращ. – пн). Длина одной молекулы ДНК колеблется от нескольких тысяч пн (сокращ. – тпн) до нескольких миллионов пн (мпн).

Репликация (самоудвоение) ДНК – это один из важнейших биологических процессов, обеспечивающих воспроизведение генетической информации. В результате репликации одной молекулы ДНК образуется две новые молекулы, которые являются точной копией исходной молекулы – матрицы. Каждая новая молекула состоит из двух цепей – одной из родительских и одной из сестринских. Такой механизм репликации ДНК называется полуконсервативным.

Реакции, в которых одна молекула гетерополимера служит матрицей (формой) для синтеза другой молекулы гетерополимера с комплементарной структурой, называются реакциями матричного типа. Если в ходе реакции образуются молекулы того же вещества, которое служит матрицей, то реакция называется автокаталитической. Если же в ходе реакции на матрице одного вещества образуются молекулы другого вещества, то такая реакция называется гетерокаталитической. Таким образом, репликация ДНК (то есть синтез ДНК на матрице ДНК) является автокаталитической реакцией матричного синтеза.

К реакциям матричного типа относятся, в первую очередь, репликация ДНК (синтез ДНК на матрице ДНК), транскрипция ДНК (синтез РНК на матрице ДНК) и трансляция РНК (синтез белков на матрице РНК). Однако существуют и другие реакции матричного типа, например, синтез РНК на матрице РНК и синтез ДНК на матрице РНК. Два последних типа реакций наблюдаются при заражении клетки определенными вирусами. Синтез ДНК на матрице РНК (обратная транскрипция) широко используется в генной инженерии.

Все матричные процессы состоят из трех этапов: инициации (начала), элонгации (продолжения) и терминации (окончания).

Рибонуклеиновая кислота (РНК) – это нуклеиновая кислота, мономерами которой являются рибонуклеотиды.

В пределах одной молекулы РНК имеется несколько участков, которые комплементарны друг другу. Между такими комплементарными участками образуются водородные связи. В результате в одной молекуле РНК чередуются двуспиральные и односпиральные структуры, и общая конформация молекулы напоминает клеверный лист на черешке.

Азотистые основания, входящие в состав РНК, способны образовывать водородные связи с комплементарными основаниями и ДНК, и РНК. При этом азотистые основания образуют пары А=У, А=Т и Г≡Ц. Благодаря этому возможна передача информации от ДНК к РНК, от РНК к ДНК и от РНК к белкам.

В клетках обнаруживается три основных типа РНК, выполняющих различные функции:

1. Информационная, или матричная РНК (иРНК, или мРНК). Составляет 5% клеточной РНК. Служит для передачи генетической информации от ДНК на рибосомы при биосинтезе белка. В эукариотических клетках иРНК (мРНК) стабилизирована с помощью специфических белков. Это делает возможным продолжение биосинтеза белка даже в том случае, если ядро неактивно.

2. Рибосомная, или рибосомальная РНК (рРНК). Составляет 85% клеточной РНК. Входит в состав рибосом, определяет форму большой и малой рибосомных субъединиц, обеспечивает контакт рибосомы с другими типами РНК.

3. Транспортная РНК (тРНК). Составляет 10% клеточной РНК. Транспортирует аминокислоты к соответствующему участку иРНК в рибосомах. Каждый тип тРНК транспортирует определенную аминокислоту.

Все типы РНК образуются в результате реакций матричного синтеза. В большинстве случаев матрицей служит одна из цепей ДНК. Таким образом, синтез РНК на матрице ДНК является гетерокаталитической реакцией матричного типа. Этот процесс называется транскрипцией и контролируется определенными ферментами – РНК-полимеразами (транскриптазами).

В ходе реакций матричного синтеза на основании генетического кода синтезируется полипептид с наследственно обусловленной структурой. Отрезок ДНК, содержащий информацию о структуре определенного полипептида, называется ген.

Однако, ген – это не просто участок ДНК, а единица наследственной информации, носителем которой являются нуклеиновые кислоты. Установлено, что ген имеет сложную структуру.

В большинстве случаев кодирующие участки (экзоны) разделены некодирующими (интронами). В то же время, благодаря альтернативному сплайсингу, деление участка ДНК на кодирующие и некодирующие оказывается условным. Некоторые участки ДНК могут перемещаться относительно друг друга – их называют мобильными генетическими элементами (МГЭ). Многие гены представлены несколькими копиями – тогда один и тот же белок кодируется разными участками ДНК. Еще сложнее закодирована генетическая информация у вирусов. У многих из них обнаружены перекрывающиеся гены: один и тот же участок ДНК может транскрибироваться с разных стартовых точек.

Генетический код обладает следующими основными свойствами:

1. Генетический код триплетен: каждая аминокислота кодируется триплетом нуклеотидов ДНК и соответствующим триплетом иРНК. При этом кодоны ничем не отделены друг от друга (отсутствуют «запяты»).

2. Генетический код является избыточным (вырожденным): почти все аминокислоты могут кодироваться разными кодонами. Только двум аминокислотам соответствует по одному кодону: метионину (АУГ) и триптофану (УГГ). Зато лейцину, серину и аргинину соответствует по 6 разных кодонов.

3. Генетический код является неперекрывающимся: каждая пара нуклеотидов принадлежит только одному кодону (исключения обнаружены у вирусов).

4. Генетический код един для подавляющего большинства биологических систем. Однако имеются и исключения, например, у инфузорий и в митохондриях разных организмов. Поэтому генетический код называют квазиуниверсальным.

Биосинтез белков в клетках представляет собой последовательность реакций матричного типа, в ходе которых последовательная передача наследственной информации

с одного типа молекул на другой приводит к образованию полипептидов с генетически обусловленной структурой.

### Генетический код (иРНК)

Первое основание	Второе основание								Третье основание
	У		Ц		А		Г		
У	УУУ	Фенил-аланин	УЦУ	Серин	УАУ	Тирозин	УГУ	Цистеин	У
	УУЦ		УЦЦ		УАЦ		УГЦ		
	УУА	лейцин	УЦА		УАА	«Стоп»	УГА «Стоп»		Ц
	УУГ		УЦГ		УАГ		УГГ Триптофан		Ф
Ц	ЦУУ	Лейцин	ЦЦУ	Пролин	ЦАУ	Гистидин	ЦГУ	Аргинин	У
	ЦУЦ		ЦЦЦ		ЦАЦ		ЦГЦ		
	ЦУА		ЦЦА		ЦАА	Глицин	ЦГА		Ц
	ЦУГ		ЦЦГ		ЦАГ		ЦГГ		Ф
А	АУУ	Изолейцин	АЦУ	Треонин	ААУ	Аспарагин	АГУ	Серин	У
	АУЦ		АЦЦ		ААЦ		АГЦ		
	АУА		АЦА		ААА	Лизин	АГА	Аргинин	Ц
	АУГ	Метионин	АЦГ		ААГ		АГГ		Ф
Г	ГУУ	Валин	ГЦУ	Аланин	ГАУ	Аспарагин	ГГУ		У
	ГУЦ		ГЦЦ		ГАЦ	овая к-та	ГГЦ		
	ГУА		ГЦА		ГАА	Глутамин	ГГА		Ц
	ГУГ		ГЦГ		ГАГ	овая к-та	ГГГ		Ф
									Г

\* Правила пользования таблицей: первый нуклеотид в триплете берется из левого вертикального ряда, второй – из верхнего горизонтального ряда и третий – из правого вертикального. Там, где пересекутся линии, идущие от всех трех нуклеотидов, и находится искомая аминокислота.

Биосинтез белков представляет собой начальный этап реализации, или экспрессии генетической информации. К главным матричным процессам, обеспечивающим биосинтез белков, относятся:

1 этап. Транскрипция ДНК. На транскрибируемой цепи ДНК с помощью ДНК-зависимой РНК-полимеразы достраивается комплементарная цепь мРНК. Молекула мРНК является точной копией нетранскрибируемой цепи ДНК с той разницей, что вместо дезоксирибонуклеотидов в ее состав входят рибонуклеотиды, в состав которых вместо тимина входит урацил.

2 этап. Процессинг (созревание) мРНК. Синтезированная молекула мРНК (первичный транскрипт) подвергается дополнительным превращениям. В большинстве случаев исходная молекула мРНК разрезается на отдельные фрагменты. Одни фрагменты – интроны – расщепляются до нуклеотидов, а другие – экзоны – сшиваются в зрелую мРНК. Процесс соединения экзонов «без узелков» называется сплайсинг.

Сплайсинг характерен для эукариот и архебактерий, но иногда встречается и у прокариот. Существует несколько видов сплайсинга. Сущность альтернативного сплайсинга заключается в том, что одни и те же участки исходной мРНК могут быть и интронами, и экзонами. Тогда одному и тому же участку ДНК соответствует несколько типов зрелой мРНК и, соответственно, несколько разных форм одного и того же белка. Сущность транс-сплайсинга заключается в соединении экзонов, кодируемых разными генами (иногда даже из разных хромосом), в одну зрелую молекулу мРНК.

3 этап. Трансляция мРНК. Трансляция (как и все матричные процессы) включает три стадии: инициацию (начало), элонгацию (продолжение) и терминацию (окончание).

Инициация. Сущность инициации заключается в образовании пептидной связи между двумя первыми аминокислотами полипептида.

Первоначально образуется иницирующий комплекс, в состав которого входят: малая субъединица рибосомы, специфические белки (факторы инициации) и специальная

инициаторная метиониновая тРНК с аминокислотой метионином – Met–тРНКMet. Иницирующий комплекс узнает начало мРНК, присоединяется к ней и скользит до точки инициации (начала) биосинтеза белка: в большинстве случаев это стартовый кодон АУГ. Между стартовым кодоном мРНК и антикодоном метиониновой тРНК происходит кодонзависимое связывание с образованием водородных связей. Затем происходит присоединение большой субъединицы рибосомы.

При объединении субъединиц образуется целостная рибосома, которая несет два активных центра (сайта): А–участок (аминоацильный, который служит для присоединения аминоацил-тРНК) и Р–участок (пептидилтрансферазный, который служит для образования пептидной связи между аминокислотами).

Сущность элонгации заключается в присоединении последующих аминокислот, то есть в наращивании полипептидной цепи. Рабочий цикл рибосомы в процессе элонгации состоит из трех шагов: кодонзависимого связывания мРНК и аминоацил-тРНК на А–участке, образования пептидной связи между аминокислотой и растущей полипептидной цепью и транслокации с освобождением А–участка.

Терминация -заключается в окончании синтеза полипептидной цепи.

Активность генов определяется объемом генопродуктов (РНК и белков). Степень активности генов называется их экспрессией.

Все гены клетки (и целостного организма) можно разделить на две группы: регуляторные и структурные. Регуляторные гены не транскрибируются, т.е. в обычных условиях им не соответствует ни один из типов РНК. Структурные гены способны транскрибироваться с образованием РНК (матричной, рибосомальной, транспортной). В свою очередь, структурные гены делятся на конститутивные и индуцибельные.

Конститутивные гены постоянно включены: они функционируют на всех стадиях онтогенеза и во всех тканях. К конститутивным относятся гены, обслуживающие матричные процессы (кодирующие тРНК, рРНК, ДНК-полимеразы, РНК-полимеразы, рибосомальные белки), гены, кодирующие обязательные структурные компоненты клетки (например, белки-гистоны), гены, контролируемые постоянно протекающие обменные процессы (например, гликолиз). Иначе говоря, это «гены домашнего хозяйства», без которых клетки не могут существовать.

Индукцибельные гены функционируют в разных тканях на определенных этапах онтогенеза, они могут включаться и выключаться, их активность может регулироваться по принципу «больше или меньше». Это тканеспецифичные гены, или «гены роскоши». К индуцибельным генам относятся как гены, контролируемые ход онтогенеза (переключатели, или диспетчеры), так и гены, прямо определяющие структуру и функции компонентов клетки и целостного организма.

Генетическая инженерия – это конструирование искусственным путем *in vitro* функционально активных генетических структур (рекомбинантных ДНК) и наследственно измененных организмов.

Термин «генетическая инженерия» появился в научной литературе в 1970 г., а генетическая инженерия как самостоятельная дисциплина – в декабре 1972 г., когда П. Берг и сотрудники Стенфордского университета (США) получили первую рекомбинантную ДНК, состоящую из ДНК вируса SV40 и бактериофага  $\lambda$ dvgal.

Бурное развитие генетической инженерии связано с разработкой новейших методов исследований, среди которых необходимо выделить основные:

*расщепление ДНК (рестрикция)* – необходимо для выделения генов и манипуляций с ними;

*гибридизация нуклеиновых кислот*, при которой, благодаря их способности связываться друг с другом по принципу комплементарности, можно выявлять специфические последовательности ДНК и РНК, а также совмещать различные

генетические элементы. Используется в полимеразной цепной реакции для амплификации ДНК *in vitro*;

*клонирование ДНК* – осуществляется путем введения фрагментов ДНК или их групп в быстрореплицирующиеся генетические элементы (плазмиды или вирусы), что дает возможность размножать гены в клетках бактерий, дрожжей или эукариот;

*определение нуклеотидных последовательностей (секвенирование)* в клонируемом фрагменте ДНК. Позволяет определить структуру генов и аминокислотную последовательность кодируемых ими белков;

*химико-ферментативный синтез полинуклеотидов* – часто необходим для целенаправленной модификации генов и облегчения манипуляций с ними.

### Контрольные вопросы

5.1. Экспериментальные доказательства генетической функции ДНК.

**Задача:** В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности:

...АЦГ ТТА ГЦТ АГТ...

Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы?

5.2. Виды РНК и их функции.

**Задача:** В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности:

а) АЦА ГГТ АЦГ АЦГ ТАГ ...

б) ТГЦ ААТ ЦГГ АЦТ ГАЦ ...

Укажите последовательность нуклеотидов в другой цепочке молекулы?

5.3. Как осуществляется реализация наследственной информации? (Биосинтез белка).

**Задача:** Одна из цепочек ДНК имеет последовательность нуклеотидов: АГТ АЦЦ ГАТ АЦТ ЦГА ТТТ АЦГ ... Какую последовательность нуклеотидов имеет вторая цепочка ДНК той же молекулы.

5.4. Строение, действие и свойства генов.

**Задача:** На фрагменте одной нити ДНК нуклеотиды расположены в последовательности: А–А–Г–Т–Ц–Т–А–Ц–Г–Т–А–Т. Определите процентное содержание всех нуклеотидов в этом фрагменте ДНК и длину гена.

5.5. Что изучает генетическая инженерия? Каковы ее цели?

**Задача:** В молекуле ДНК на долю цитидиловых нуклеотидов приходится 18%. Определите процентное содержание других нуклеотидов в этой ДНК.

5.6. Что такое рестриктазы? Для чего их используют?

**Задача:** В молекуле ДНК обнаружено 880 гуанидиловых нуклеотидов, которые составляют 22% от общего числа нуклеотидов в этой ДНК. Определите: а) сколько других нуклеотидов в этой ДНК? б) какова длина этого фрагмента?

5.7. Способы передачи генетического материала у бактерий и вирусов.

**Задача:** Дана молекула ДНК с относительной молекулярной массой 69 000, из них 8625 приходится на долю адениловых нуклеотидов. Найдите количество всех нуклеотидов в этой ДНК. Определите длину этого фрагмента.

5.8. ДНК и РНК, схема строения, сходства и различия между ними.

**Задача:** Определите молекулярный вес гена, детерминирующего образование инсулина, состоящего из 51 аминокислоты, если известно, что средний молекулярный вес нуклеотида равен 340 дальтон.

5.9. Полуконсервативная репликация ДНК. Механизм репликации.

**Задача:** Молекула ДНК распалась на две цепочки, одна из них имеет строение : ТАГ АЦТ ГГТ АЦА ЦГТ ГГТ ГАТ ТЦА ... Какое строение будет иметь вторая молекула ДНК, когда указанная цепочка достроится до полной двухцепочечной молекулы ?

5.10. Вилка репликации ДНК. Регуляция репликации ДНК у бактерий. Понятие о репликоне и репликаторе.

**Задача:** На фрагменте одной нити ДНК нуклеотиды расположены в последовательности: А-А-Г-Т-Ц-Т-А-Ц-Г-Т-А-Т.

Определите процентное содержание всех нуклеотидов в этом гене и его длину.

### Тест для самоконтроля

- Генная инженерия, в отличие от клеточной, включает исследования, связанные с
  - культивированием клеток высших организмов
  - гибридизацией соматических клеток;
  - пересадкой генов;
  - пересадкой ядра из одной клетки в другую.
- В чем состоит главная функция молекулы ДНК?
  - хранение наследственной информации о развитии признаков;
  - генный контроль синтеза белков, ферментов, гормонов;
  - репликация молекул ДНК.
- Построение аминокислотной последовательности в полипептидной последовательности называется:
  - транскрипция
  - полиплоидия
  - репликация
  - процессинг
  - трансляция
- В каком химическом веществе хромосом заключен генетический код?
  - в белке
  - и-РНК
  - ДНК
- Сплайсинг - это процесс:
  - удаления экзонов
  - построения пре-М-РНК
  - удаления интронов
  - рекомбинации
- Главный фермент, участвующий в репликации:
  - РНК-полимераза
  - рестриктаза
  - ревертаза
  - ДНК-полимераза
- Какое свойство генетического кода говорит о том, что аминокислота кодируется более чем одним кодоном?
  - универсальность
  - вырожденность
  - триплетность
  - неперекрываемость
- Результат сплайсинга:
  - построение комплементарной нити ДНК
  - построение зрелой М-РНК
  - построение полипептидной цепочки
  - построение Т-РНК
- Единица генетического кода:
  - динуклеотид
  - триплет
  - пиримидиновое основание
  - интрон

10. Фермент, распознающий специфическую последовательность нуклеотидов в двойной спирали молекул ДНК, носит название:  
а) ревертаза б) рестриктаза в) РНК-полимераза г) гомогентиназа

## **Тема 6. Причины и методы изучения изменчивости**

### *Содержание темы*

Классификация изменчивости. Модификационная изменчивость. Норма реакции генотипа. Мутационная изменчивость. Основные типы мутаций и принципы их классификации. Индуцированный мутагенез. Физические и химические мутагены. Репарация повреждений генетического материала.

### *Методические указания*

В результате изучения раздела необходимо изучить классификацию изменчивости, усвоить основные понятия о мутации и мутагенезе.

При изучении данной темы необходимо понять значение полиплоидии для практики растениеводства, значение чувствительности наследственных структур клетки к ионизирующей радиации и химическим мутагенам, влияние гетероплоидии на воспроизводительную способность животных и большинство наследственных аномалий и болезней у животных.

Знание нормы реакций организмов на влияние факторов внешней среды поможет понять ее значение в практике для получения высоких урожаев растений и высокой продуктивности животных при оптимальных условиях их содержания, в процессе адаптации организмов при перенесении в новые климатические районы.

Изучите закон гомологических рядов Н.И. Вавилова - как основу предвидения появления новых форм у близких видов и родов растений и животных.

### *Теоретическая часть*

В основе изменчивости как всеобщего явления живой природы лежит конвариантная редупликация. Именно в процессе матричного копирования ДНК и РНК происходят ошибки последовательности расположения нуклеотидов, связанные с заменой одного нуклеотида другим или сдвигом рамок считывания. Эти процессы лежат в основе изменчивости на молекулярном уровне. Общие причины генетической изменчивости чрезвычайно разнообразны.

Во времена Ч. Дарвина всю наблюдаемую изменчивость делили на наследственную и ненаследственную. В настоящее время такое разделение правильно лишь в общих чертах. Ненаследственных признаков нет и быть не может: все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены. В процессе размножения от поколения к поколению передаются не признаки, а код наследственной информации, определяющий лишь возможность развития будущих признаков в каком-то диапазоне. Наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды.

Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется фенотипической. Фенотип — совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов реализации нормы реакции в определенных условиях. В общей фенотипической изменчивости популяции могут быть выделены две доли: генотипическая, или наследственная, и паратипическая, вызванная внешними условиями. Доля общей изменчивости, которая определяется генотипическими различиями между особями по данному признаку, характеризует наследуемость этого признака.

Внутрипопуляционная изменчивость складывается из разнообразных выражений нормы реакции по любому признаку или свойству. Изменения наследственного материала — мутации — представляют собой элементарный эволюционный материал.

Мутации разных типов — элементарный эволюционный материал. Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны частота возникновения, встречаемость их в природных популяциях и влияние мутаций на признаки особей.

Как известно из данных генетики, мутации — дискретные изменения наследственной информации особи — могут быть генными, хромосомными, геномными, а также внеядерными.

Генные мутации — изменения молекулярной структуры генов, возникающие в результате замен, вставок или выпадения нуклеотидов. Генные мутации могут затрагивать любые признаки организма.

Хромосомные мутации — структурные изменения хромосом, возникающие вследствие перемещения или выпадения отдельных частей хромосом. В зависимости от типа воссоединения разорванных частей хромосом среди хромосомных мутаций различают инверсии (поворот на  $180^\circ$  участка хромосомы), транслокации (перенос участка хромосомы), нехватки и дупликации. Хромосомные мутации могут быть (как и генные) либо спонтанными, либо индуцированными внешними агентами.

Геномные мутации представляют изменение числа хромосом. При этом может произойти либо изменение числа наборов хромосом, например полиплоидия или гаплоидия, либо уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом в обычном геноме (гетероплоидия).

Полиплоидия имеет особенно важное значение в эволюции растений, многие виды которых представлены полиплоидными формами. Реже полиплоидия встречается в животном мире, что связано у животных с частым нарушением баланса хромосом в мейозе и меньшим распространением межвидовой гибридизации в естественных условиях.

Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частоты, точно определенные для некоторых видов растений, животных и микроорганизмов (табл. 8.1), составляют в среднем от  $10^{-4}$  до  $10^{-9}$  (т.е. от 1 из 100 000 или 1 из 10 000 000 000 гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе). Частота мутаций не одинакова для разных генов (у отдельных лабильных генов растений она достигает  $10^{-2}$ ).

Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, колеблется у разных организмов от нескольких процентов (одноклеточные водоросли, низшие грибы, бактерии) до 25% (дрозофила) всех гамет одного поколения.

Приведенные цифры касались частоты спонтанных мутаций. Однако из генетики известно, что при облучении, воздействии определенных химических веществ, температуры частота индуцированных мутаций резко повышается и может достигать значительных величин.

Спектр мутантных признаков, затрагиваемых мутациями, очень широк. Нет признаков и свойств, которые в той или иной степени не затрагивались бы мутациями. Наследственной изменчивости подвержены все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки и свойства. Эти вариации по средним значениям варьирующих признаков выражаются как в качественных различиях, так и количественно. Мутации могут происходить и в сторону увеличения, и в сторону уменьшения экспрессивности любого признака или свойства. Они могут быть выражены резко (вплоть до летальности) или представлены незначительными отклонениями от исходной формы («малые» мутации). Во многих работах показано, что мутации затрагивают все существенные биологические признаки: общую жизнеспособность, способность к скрещиванию, плодовитость, скорость роста и др.

Для познания генетических основ эволюции большое значение имеют факты гомологической изменчивости. Эта проблема лишь частично связана со сравнительно-анатомической концепцией гомологии. Дарвин неоднократно в своих трудах упоминает о

такой изменчивости, когда одинаковые признаки время от времени проявляются у разных разновидностей, а то и разных видов. Н.И. Вавилов (1920) сформулировал правило гомологических рядов в наследственной изменчивости. И у мягкой, и у твердой пшеницы, и у ячменя существуют остистые, короткоостые, инфлянтные (вздутые) и безостые колосья. Зная о том, что в генотипе одного из членов близких видов закодирована возможность образования того или иного признака, с высокой степенью вероятности можно предполагать нахождение подобного признака и у других видов данной группы. Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходство в изменчивости их признаков. Правило Вавилова имеет общебиологическое значение.

В результате спонтанного мутационного процесса наследственная изменчивость неизбежна и затрагивает все без исключения признаки и свойства живых организмов, являясь, таким образом, неотъемлемым свойством живого.

Мутации — генные, хромосомные, геномные и внеядерные — оказываются элементарным эволюционным материалом. Однако каким бы разнообразным ни был элементарный эволюционный материал, он сам по себе не может обеспечить протекание эволюционного процесса: этот материал должен попадать под действие каких-то сил (факторы эволюции), и все события должны происходить в определенных совокупностях особей. Такими совокупностями оказываются популяции.

Комбинативная изменчивость, связанная с механизмом распределения хромосом в мейозе, случайной встречей гамет при оплодотворении и процессом кроссинговера, — мощный фактор, повышающий гетерогенность популяций. Подсчитано, что около 98% всех наследственных изменений в популяции обязано своим распространением процессу генетической комбинаторики первично сравнительно редких мутаций.

Безграничная изменчивость, однако, была бы вредна для организма, так как не позволяла бы закрепляться полезным комбинациям генов. Поэтому в эволюции выработались механизмы, не только определяющие увеличение изменчивости, но и ведущие к понижению генотипической изменчивости. На уровне особи генетическая стабильность поддерживается механизмом митоза и распределением генов в геноме по группам сцепления в определенных хромосомах, а на уровне ДНК — механизмами репарации.

Говоря о вредности тех или иных мутаций, мы до сих пор рассматривали каждую отдельно взятую мутацию порознь. Однако в природе мутации встречаются всегда в комбинациях друг с другом. Эффект комбинирования может быть положительным для особи в целом, повышая ее жизнеспособность. Эта особенность мутаций хорошо известна в практике животноводства и растениеводства: часто две мутантные формы, маложизнеспособные порознь, объединенные в потомстве, обладают ценными хозяйственными свойствами.

Обобщая данные о вредности и полезности мутаций в процессе эволюции, можно сказать, что в природе мутации необходимы для нормального существования популяции в изменяющихся условиях и для освоения новых, ранее недоступных условий существования. Вредность же мутаций в основном нейтрализуется переводом их в гетерозиготное состояние.

С проблемой ненаправленности мутационного процесса связан вопрос специфичности действия химических мутагенов. Замечено, что отдельные химические вещества способны чаще вызывать определенные мутации. Например, оксид этилена вызывает у ячменя появление мутаций увеличенного количества хлорофилла чаще, чем бесхлорофилловых мутаций, а небуларин дает противоположный эффект. Специфичность действия мутагенов позволила надеяться на возможность получения направленных мутаций. Однако даже действие самых специфических мутагенов всегда дает спектр разнообразных мутаций. Направленное изменение наследственности возможно не в природе, а в лаборатории — с помощью генетической инженерии: посредством синтеза нужного гена и включения его в геном особи.

Мутагены, вызывающие индуцированные мутации, подразделяют на три группы: физические, химические и биологические.

Вещества, в различной степени снижающие уровень мутабельности называются антимутагенами. Установлено, что способностью снижать частоту мутаций обладают более 200 природных и синтетических соединений. Выделяют четыре из наиболее изученных групп антимутагенов: витамины и провитамины (токоферол, аскорбиновая кислота, ретинол и т.д.), отдельные аминокислоты (аргинин, гистидин, метионин, цистеин т.д.), некоторые ферменты (пероксидаза, НАДФ-оксидаза, каталаза и т.д.), отдельные фармакологические средства (интерферон, сульфаниламиды, гексамидин и т.д.).

### Контрольные вопросы, задачи

6.1. Что такое мутация и мутагенез?

Задача: У человека, имеющего нормальный (НБА) гемоглобин, один из триплетов ДНК, его кодирующий, имеет следующую последовательность азотистых оснований ЦТТ, в случае серповидноклеточности гемоглобина (HbS) эта последовательность мутационно изменена на ЦАТ, а в случае гемоглобина с (HbC) на — ТТТ. Укажите, какими заменами аминокислот в гемоглобине сопровождаются эти мутации.

6.2. Что такое полиплоидия? Значение полиплоидов в повышении продуктивности сельскохозяйственных растений.

Задача: Участки смысловой цепочки структурных «нормальных» генов имеют следующую последовательность азотистых оснований:

- а) ГГГ АТА Г АТ ААА ГЦА ТЦГ ЦТТ ТГА
- б) АГГ ААА ТГТ АГГ ТЦГ ГЦА ЦАГ АГГ
- в) ТАГ ГАТ ТЦГ АЦЦ ТТТ АГГ ААГ ГАА

При мутации генов в четвертом триплете каждой цепочки произошла замена первого азотистого основания А на Ц. Изобразите первичную структуру белка детерминированного «нормальными» и мутантными генами.

В вышеприведенных участках структурных генов после второго триплета выпало первое основание третьего триплета и добавился гуанин после пятого триплета. К каким изменениям в первичной структуре белка это приведет?

6.3. Какие типы генных мутаций вам известны?

Задача: Под действием ионизирующей радиации иногда происходит выпадение отдельных нуклеотидов ДНК, сама же молекула сохраняет при этом все свои свойства. Допустим, что в одном случае из молекулы ДНК бактериальной клетки выпал только один нуклеотид, в другом три нуклеотида подряд, а в третьем — тоже три нуклеотида, но расположенные на некотором расстоянии друг от друга. Как это отразится на белке, синтезируемом такими мутантными генами? В каких случаях образующийся белок будет отличаться от нормального всего сильнее, всего слабее?

6.4. Чем отличаются генные мутации от геномных?

Задача: Участок смысловой цепочки гена бактериальной клетки имел следующий состав и последовательность азотистых оснований:

ГГТ ТГГ ЦАГ ТЦГ ГАГ ГГГ ТТТ ААГ

Определить, как изменится состав кодируемых им аминокислот, если под воздействием ионизирующей радиации:

- а) выбит 13 слева нуклеотид, б) выбиты 13, 14, 15 нуклеотиды, в) выбиты 2, 5, 7 нуклеотиды.

6.5. Спонтанный и искусственный мутагенез. Мутагенные факторы.

Задача: Азотистая кислота превращает цитозин в гуанин. Какое строение будет иметь участок синтезируемого белка, если должен был синтезироваться белок, РНК — содержащего вируса табачной мозаики со следующей последовательностью аминокислот: серин — глицин — серин — изолейцин — треонин — пролин — серин, но все цитозинового основания соответствующего участка РНК вируса подверглись указанному химическому превращению?

6.6. Какая изменчивость называется мутационной? Современная классификация мутаций, их характеристика и причины возникновения.

Задача: Вирус коровьей оспы содержит двухцепочную ДНК. После внедрения в клетку — хозяина при участии собственной транскриптазы происходит синтез как вирусной РНК, так и репликация вирусной ДНК. Составьте схему репликаций ДНК, транскрипции и трансляции белков капсулы следующих участков вирусной ДНК:

- а) ТГГ ГАА АГТ ЦАГ ААГ ЦТГ АЦЦ
- б) ГГТ ТЦА АЦЦ ТАЦ ГТА ЦЦА ЦАЦ
- в) ААЦ ГАЦ ТАЦ ЦГА ГТА ЦТЦ ТЦЦ

Определить, к каким изменениям в молекулах ДНК и закодированным на них аминокислотам приведет:

- а) выпадение первого нуклеотида из второго триплета;
- б) вставка нуклеотида с аденином после третьего триплета;
- в) замена цитозина на тимин в шестом триплете.

6.7. Понятие о кариотипе и хромосомные мутации у сельскохозяйственных животных.

Задача: Бактериофаг, паразитирующий в кишечной палочке, содержит в зрелых частицах одноцепочную ДНК ( + ) цепь. После внедрения в бактериальную клетку молекула ДНК достраивает комплементарную (—) цепь, которая становится матрицей для синтеза И-РНК и детерминирует синтез белковой оболочки фага. Составьте схему транскрипции и трансляции следующих ( + ) цепей ДНК бактериофага:

- а) АГТ ГТА ТАЦ ГГГ АТА ЦГА АЦЦ
- б) ТЦЦ АЦГ ТГГ ЦЦТ АТЦ ГАЦ ТЦА
- в) ЦЦТ ЦАГ ГАТ ТГА ГТА ЦАЦ ГГА

6.8. Классификация мутаций по характеру гена.

Задача: В синтезе белковой молекулы приняли участие 145 молекул т-РНК. Определите число нуклеотидов в и-РНК, гене ДНК и количество аминокислот в синтезированной молекуле белка.

6.9. Чем отличаются aberrации хромосомного типа от хроматидных aberrаций?

Задача: Энцефалит лошадей вызывается РНК содержащим вирусом. Вирусная РНК зрелой частицы обозначается как ( + ) цепь. Внедрившись в клетки животного ( + ) цепь достраивает комплементарную (—) цепь РНК, которая служит как для образования белков капсулы, так и для новых вирионных ( + ) цепей. Составьте схему образования новых вирионных цепей и капсидных белков следующих ( + ) цепей вируса энцефалита лошадей:

- а) УАУ УГУ АГУ ЦУА ГАУГГЦ
- б) АУГ АЦГ ЦГА ААГ АГУ ГАА
- в) ГАГ УГГ ГУА УУА ЦАЦ ГЦА

6.10. Чем отличаются aberrации хромосомного типа от хроматидных aberrаций?

Задача: Участок ДНК содержит информацию о следующей последовательности аминокислот:

мет – тре – про – ала – глу – гли – сер

При транскрипции произошла потеря первого нуклеотида. Каков фенотипический эффект мутации?

### Тест для самоконтроля

1. Чем характеризуются полулетальные мутации?
  - а) повышают жизнеспособность; б) вызывают гибель в эмбриональном состоянии; в) понижают жизнеспособность; г) повышают плодовитость.
2. Не передаются последующим поколениям
  - а) точковые мутации; б) спонтанные мутации; в) соматические мутации; г) генеративные мутации.
3. При генной мутации:
  - а) меняется порядок нуклеотидов внутри гена; б) меняется структура хромосом; в) меняется число хромосом; г) меняется порядок сочетания генов внутри хромосомы.
4. Основной источник возникновения разных форм уродств и аномалий?
  - а) генотип родителей; б) условия внешней среды; в) генетические факторы.
5. Что такое мутация?
  - а) стойкие наследственные изменения признаков; б) изменение признаков организма; в) изменение морфологических признаков.
6. Как называется мутация. Изменяющая одну пару оснований?
  - а) точковая мутация; б) парная мутация; в) делеция пары; г) нуклеотидная нулификация.
7. Мутации гамет случаются:
  - а) в клетках тела, кроме половых; б) в половых клетках; в) в клетках кожи; г) в клетках глаза.
8. Любой агент, вызывающий индукцию мутаций, называется:
  - а) мутационным мультипликатором; б) мутатором; в) мутагеном; г) сплайсером генов.

## Тема 7. Генетика популяций и эволюционное учение

### Содержание темы

Популяция и ее генетическая структура. Закон Харди-Вайнберга и его практическое использование при анализе структуры популяции. Генофонд вида и популяций, его значение для селекции и эволюции. Проблема охраны генофонда редких и исчезающих видов.

### Методические указания

Изучение материала начинается с выяснения понятия «популяция» и «чистая линия». После усвоения этого материала можно перейти к изучению вопроса о структуре свободно размножающейся популяции (панмиктической).

Пользуясь формулой Гарди-Вайнберга, можно выяснить соотношение генотипов в свободно размножающейся популяции.

В популяциях сельскохозяйственных животных постоянно изменяются частоты генов, что можно наблюдать при анализе смежных поколений. Такие изменения составляют суть генетической эволюции. Изучите основные факторы эволюции: мутации, естественный и искусственный отбор, миграции, дрейф генов, а также в чем заключается проблема охраны генофонда редких и исчезающих видов.

### Теоретическая часть

Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений или микроорганизмов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность видового населения всегда варьирует. Эта неравномерность может быть выражена в двух формах: в форме «островного» распределения групп особей или в форме «сгущений». Участки с относительно высокой встречаемостью особей данного вида чередуются с участками низкой плотности. Такие «центры плотности» населения каждого вида называют, как правило, популяциями.

Популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.

Указание на минимальный размер вызвано необходимостью разграничения популяций от группы популяции, обладающей всеми далее перечисленными свойствами. Минимальный размер для самовоспроизводства на протяжении длительного числа поколений подразумевает численность, достаточную для выживания популяции при резких изменениях ее величины (достигающих тысячекратных величин). Конечно, популяция у позвоночных в период минимальной численности может составлять в редких случаях, наверное, всего несколько взрослых размножающихся особей. Но в среднем это всегда ближе к тысячам особей, чем к десяткам. Говоря о численности популяции, имеют в виду эффективную величину численности ( $N_e$ ), т. е. число размножающихся животных; оно всегда ниже общего числа особей, составляющих популяцию.

Основные экологические характеристики популяции — величина (по занимаемому пространству и численности особей), возрастная и половая структура, а также популяционная динамика.

Впервые на большое эволюционное значение колебаний численности особей в популяциях обратил внимание С.С. Четвериков (1905), он назвал их волнами жизни. Эти волны играют роль одного из факторов эволюции, резко и ненаправленно изменяющего генетический состав популяций.

Знание экологической структуры популяции (включающей величину популяции и ее динамику в пространстве и во времени, возрастную и половую состав особей и другие особенности, изучаемые популяционной экологией) — обязательное условие глубокого изучения популяций как единиц эволюции в природе.

Поскольку внутри вида популяции обмениваются генетическим материалом, то популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного фенотипа, т. е. статистически. Однако не всегда удается сразу найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. В этих целях проще и надежнее сравнивать популяции по многим признакам. Особенно успешным такой подход бывает при использовании дискретных, качественных признаков, которые иногда называют фенами (А.В. Яблоков) или признаками-маркёрами генотипического состава популяции.

Сопоставление аналогичных данных, полученных по другим признакам, позволяет с большей степенью надежности характеризовать разные популяции, оконтуривать их границы, выяснять степень сходства с соседними популяциями, строить обоснованные гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. В этих случаях приходится морфологические и физиологические признаки описывать, как и при изучении генетики популяции, в частотах встречаемости, т. е. подходить к изучению популяций с генетических позиций.

Рассмотрев одинокий ген, имеющий только два аллеля,  $A$  и  $a$  Гарди и Вайнберг с помощью математического уровня показали, что пропорции аллелей  $A$  и  $a$  в такой идеальной популяции не изменяются от поколения к поколению. Более того, остаются постоянными частоты трех возможных комбинаций этих аллелей – генотипы  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$ . Частоты генов находятся в состоянии равновесия по этим аллелям. Это равновесие выражается уравнением:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \quad p + q = 1,$$

где  $p$  - частота доминантного гена  $A$ ,  $q$  - частота его рецессивного аллеля  $a$ .

Предположим, что в какой-то популяции доля аллеля  $A$  составляет 80%, т.е. частота  $A$  – 0,8, или  $p = 0,8$ . Поскольку аллелей только два, частота аллеля  $a$  будет 0,2 ( $q = 1 - p$ ).

Представим, что частоты А и а одинаковы как у самцов, так и у самок, при этом самцы и самки скрещиваются совершенно случайно. Составим решетку Пэннета, получим: 64 % - АА, 32 % - А а, 0,04 % - аа.

Частота аллелей	A = 0,8	a = 0,2
A = 0,8	AA 0,64	Aa 0,16
a = 0,2	Aa 0,16	aa 0,04

Можно подсчитать частоты и по формуле Харди-Вайнберга:

$p^2 = 0,8 \times 0,8 = 0,64$  (частота генотипа АА),

$2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32$  (частота генотипа Аа),

$q^2 = 0,2 \times 0,2 = 0,04$  (частота генотипа аа).

Формула Харди — Вайнберга пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции и при отсутствии давления каких-либо факторов. Кроме того, как известно, на частоту фенотипа оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экспрессивность. Следовательно, при анализе природных популяций эта формула применима лишь с большими оговорками.

Популяция — наименьшая самостоятельная эволюционная структура. Вид, подвид, группы из нескольких близких популяций, естественно, тоже обладают собственной эволюционной судьбой, но они не элементарные (в значении неделимости) единицы эволюции. В эволюционном процессе неделимой единицей оказывается популяция, всегда выступающая как экологическое, морфофизиологическое, наконец, что самое важное, генетическое единство.

Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции как длительно существующей, организованной группы особей, той группы, которая нерасчленима без утраты ее целостности и других свойств (и в этом смысле элементарна) и обладает собственной эволюционной судьбой. Ни особь, ни близкородственные совокупности особей (семья, дём и другие временные внутривидовые подразделения) не могут быть элементарными эволюционными единицами. Эволюционируют не особи, а группы особей. И популяция — самая мелкая из групп, способных к самостоятельной эволюции, элементарная эволюционная единица.

Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории. Успехи генетики позволили классифицировать и изучить основные формы наследственной изменчивости, а также выяснить значение изменчивости разных типов для протекания эволюционного процесса. Изучение роли разнообразных проявлений изменчивости в эволюции позволило сформулировать представление о генетических основах эволюции.

Начало генетического изучения популяций положила работа В. Иоганнсена «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1903), экспериментально доказавшая эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов (все природные популяции). Одновременно была продемонстрирована неэффективность действия отбора в чистых линиях — генотипически однородном (гомозиготном) потомстве, получаемом исходно от одной самоопыляющейся или самоплодотворяющейся особи.

Глобальная изменчивость или глобальные изменения в последние годы превратились в основную проблему исследований в области окружающей среды главным

образом благодаря тому огромному влиянию, которое она по всей вероятности будет оказывать на мировое сообщество.

Согласно общепринятой теории эволюции род *Номо* появился в начале четвертичного периода в нескольких разнообразных формах гоминид, возможно следовавших одна за другой, хотя, может быть, иногда сосуществовавших. Подобно своему предполагаемому предку - австралопитеку гоминиды были крупными хищниками, не чуждыми каннибализма, и, следовательно, в биоценозах занимали верхнюю экологическую нишу. К концу последнего оледенения все ветви этого рода вымерли, за исключением только одного вида - *Номо sapiens*, т.е. современного человека. Однако, последний распространился по всей суше планеты, затем, в исторический период, освоил поверхность гидросферы и произвел на Земле такие изменения, что ныне всю ландшафтную оболочку Земли справедливо называют антропогенной.

Перенеся свои действия на флору, человек произвел ещё большие деформации природы. Оседлое скотоводство, при котором большое количество скота скапливается на относительно небольшом пространстве, ведет к обеднению фитоценоза. Особенно радикально действуют козы.

Катастрофическое уменьшение численности многих видов животных, так же как и резкое сокращение площади лесов, стало очевидным в России к началу XX века. Бобры, соболи, каланы, лоси и многие другие, пушные и промысловые звери стали редкостью. Все меньше и меньше становилось водоплавающей и особенно степной дичи.

Ботаники уже недосчитываются нескольких сотен видов растений, которые совсем недавно играли важную роль в жизни растительных сообществ и приносили заметную помощь человеку. Многие виды занесены в Красную книгу как виды, которые находятся на грани вымирания. Лучшим способом охраны дикорастущих видов растений является сохранение естественных фитоценологических условий, при которых они развиваются и неотъемлемой частью которых являются. Для этих целей организуются заповедники, территории которых полностью исключаются из хозяйственной деятельности. Стремление сохранить в полном составе все растительные сообщества могло быть выполнено только в том случае, если эксплуатация растительных ресурсов (в частности, лесных) будет осуществляться на строго научной основе с одновременным проведением рекультивационных (для леса лесовосстановительных) работ, со своевременным и полным возмещением потерь природе. Но для выполнения такой задачи необходимо иметь весь растительный потенциал, то есть генофонд растущих на Земле видов. Вот почему важно повсеместно проводить охранные мероприятия и заботиться о каждой природной популяции с присущими ей неповторимыми свойствами. Красная книга и намечаемые меры по спасению редких видов и видов, находящихся в опасности, -- это только предупреждение, что любой вид может оказаться в "бедственном" состоянии и попасть в категорию исчезающих. Нельзя допускать обеднения флоры. Конечно, каждый вид имеет свою историю, переживая период своего становления, развития и естественного старения. Одни виды растений приходят на смену другим, эволюционируют, как все живое на Земле. Но естественное отмирание вида не имеет ничего общего с гибелью отдельных растений, распадом популяций и исчезновением целых видов в результате загрязнения атмосферы и антропогенных воздействий на огромных территориях.

Многие Российские географы, ботаники, особенно зоологи и охотоведы прошли трудную, но хорошую школу в заповедниках. Немало крупных ученых нашей страны в течение десятилетий были сотрудниками заповедников, а некоторые и по сей день трудятся в этих природных лабораториях.

Для составления научного прогноза изменений природной среды в дальнейшем, оценки влияния различных форм человеческой деятельности на природные комплексы и отыскания методов наиболее рациональной эксплуатации природных ресурсов исключительное значение приобретают заповедные территории. И как эталоны природных экосистем они требуют комплексного исследования. Очевидна необходимость

иметь эталоны всех основных экосистем и, следовательно, совершенствовать и расширять заповедную сеть.

Это и определило быстрое увеличение количества заповедников в последние годы. За истекшие 8 лет организовано 25 заповедников и появилась новая для нашей страны форма заповедника – природные (национальные парки). Значение заповедных территорий стало очевидным и в глобальном масштабе. Национальных (провинциальных) парков и крупных природных резервуаров по списку ООН было 1035, многие из которых были организованы за последние несколько лет. Особенно быстрый рост заповедных территорий происходил в развивающихся странах.

Главным образом на заповедных территориях, в том числе и в некоторых наших заповедниках, были поставлены работы по международной биологической программе. Весьма примечательно, что один из выводов МБП, принятый при обсуждении итогов работы, гласил, что постановка исследований любой крупной экологической проблемы современности немыслима без анализа процессов, происходящих на заповедных территориях. В частности, разработка метода управления процессами в антропогенных экосистемах (поля, пастбища, искусственные леса и пр.) и отыскание приемов повышения их биологической продуктивности невозможны без познания законов, действующих в естественных, нетронутых и охраняемых экосистемах. В связи с этим, новая программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера» придает заповедникам исключительное значение. Российские заповедники с первого момента их создания предназначались «исключительно для решения научных и научно-технических задач страны». В этом специфика и принципиальное отличие заповедников от других форм охраняемых территорий, как у нас, так и за рубежом.

При организации сети тогда еще советских заповедников, в основу были положены научные принципы, не утратившие своего значения и в настоящее время.

Проблема охраны природной среды многообразна и сложна. Это и меры по рациональному использованию растительных и других природных ресурсов, и создание оптимальных условий для роста растений с целью повышения их продуктивности (осушительная мелиорация, орошение, использование удобрений и т. п.), и организация заповедников и охраны природных памятников (уникальных видов деревьев, высокопродуктивных насаждений, растений-долгожителей и т. п.). Охрана природы предусматривает тесную увязку планов развития промышленности и строительства с предохранительными мероприятиями, как это предусмотрено законодательством об охране окружающей среды. В настоящее время во всех странах мира создается опасность промышленного загрязнения атмосферы, дается объективная оценка причин распада лесных экосистем, загрязнения рек, озер, морей и даже океанов.

По данным ООН, природных охраняемых территорий в мире в 1986 году насчитывалось более 20000. В начале 1970-х годов только заповедников и национальных парков было 1204. Сейчас их число приближается к 1500. Заметим при этом, что первый национальный парк в мире -- Йосемитский -- был открыт в 1864 году в одном из интересных уголков Калифорнии. В 1872 году на Скалистых горах Америки был организован известный Йеллоустонский национальный парк.

Самой большой охраняемой территорией является национальный парк "Врангель -- гора святого Ильи". Площадь его равна более 4000000 гектаров. Он включил в себя высокогорье, горные тундры и побережье, ледники, среди которых самый крупный ледник на Аляске -- Маласпипу.

Термин «эволюция» широко применяется в различных областях науки. Говорят об эволюции атомов, галактик, Земли, машин, общества, методов познания и т.д., подразумевая под этим последовательные изменения исходного состояния во времени, ведущие к возникновению чего-то нового.

Основные черты биологической эволюции. Биологическая эволюция существенно отличается от других «эволюций». В ее основе лежат уникальные процессы

самовоспроизведения макромолекул и живых организмов, таящие в себе (как показывает история развития жизни на Земле) почти неограниченные возможности преобразования живых систем в ряду поколений.

Биологическая эволюция многообразна по процессам и результатам. Биологическая эволюция – необратимое и в известной степени направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптации, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом. Результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования. Достижение этого соответствия сопряжено с преимущественным распространением одних и гибелью других дискретных биологических систем.

Цель эволюционного учения – выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.

Человечество в настоящее время озабочено грандиозными изменениями, происходящими в биосфере под влиянием антропогенных факторов. За короткий срок из-за недостаточного знания закономерностей эволюции биосферы, неразумного вмешательства человека в развитие природных систем произошли тяжелые последствия – нарушение природного равновесия в ряде районов планеты. Подобные последствия будут и еще более опасными в будущем при отсутствии научно обоснованных рекомендаций и организации отношения человека с биосферой. Научная разработка таких рекомендаций невозможна без изучения особенностей эволюции биосферы в прошлом и без знания законов развития отдельных видов и целых сообществ в настоящем и будущем.

### **Контрольные вопросы**

7.1. Назовите основные свойства генетической (панмиктической) популяции.

Задача. В свободно размножающейся популяции доля особей с генотипом «АА» равна 0,09. Какая часть популяции должна быть гетерозиготной «Аа»? Вычислите это, используя формулу Харди-Вайнберга.

7.2. В каком случае совокупность особей можно рассматривать как популяцию?

Задача. На одном из островов было отстрелено 10000 лисиц. Среди них оказалось 9991 рыжих и 9 белых лисиц. Рыжий цвет диминирует над белым. Определите процентное соотношение рыжих гомозиготных и белых лисиц.

7.3. Какова эффективность отбора против рецессивных аллелей?

Задача. При обследовании скота было выявлено 1200 животных бурой масти, 600 – светло-бурой и 200 серой. Какова частота генотипов, если бурая масть доминантна, серая – рецессивна, а светло-бурая – результат неполного доминирования?

7.4. В каких случаях закон Харди-Вайнберга не выполняется?

Задача. В популяции, находящейся в состоянии генного равновесия, особи с рецессивным признаком составляют 16%. Общая численность популяции 12000 голов. Сколько особей, обладающих доминантным признаком, будут гетерозиготными.

7.5. Какие показатели характеризуют генетическую изменчивость популяций?

Задача. В ГПЗ «Горняк» при разведении свиней северокавказской породы иногда появляются поросята красно-рыжей масти. Установлено, что появление данной масти обусловлено рецессивным аллелем «г». Доминантным является ген черно-пестрой (рябой) масти «R». В хозяйстве за год было получено 7200 поросят, в т.ч. -26 – красно-рыжих. Определите частоту данного аллеля. Сколько поросят являлось носителями гена красно-рыжей масти?

7.6. Может ли отбор поддерживать генетическое разнообразие в популяциях?

Задача. У крупного рогатого скота аномалия отсутствия конечностей (акротериоз) обусловлена аутосомным рецессивным геном  $a$ , нормальное развитие конечностей – доминантным аллелем  $A$ . В стаде из 1000 голов черно-пестрого скота на каждые 57 нормальных животных встречается одно животное – носитель гена акротериоза. Какова частота носителей гена акротериоза? Какова вероятность проявления гена акротериоза в следующем поколении?

6.7. Типы искусственного отбора - направленный, стабилизирующий, дивергентный, технологический, косвенный.

Задача. У крупного рогатого скота карликовость (ахондроплазия) обусловлена рецессивным аутосомным геном  $a$ , его аллель  $A$  контролирует нормальное развитие организма. В стаде черно-пестрого скота из 820 телят 2 были карликовыми. Каковы частоты гена карликовости и гетерозиготных животных в стаде? Какова частота карликовых телят ожидается при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

7.8. Формула Харди-Вайнберга для определения соотношения генотипов в свободно скрещивающейся панмиктической популяции.

Задача. У крупного рогатого скота и свиней врожденная водянка головного мозга (гидроцефалия) – аутосомный признак, обусловленный геном  $g$ . Его аллель  $G$  обуславливает нормальное развитие. В стаде айрширской породы среди 1000 новорожденных телят 4 мертворожденных от водянки головного мозга. Какова частота этого заболевания? Каковы частоты рецессивного и доминантного генов, гетерозигот? Какова вероятность появления телят с гидроцефалией в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

7.9. Факторы, влияющие на генетическую структуру популяции.

Задача. У зеркального карпа отсутствие чешуек (голось) обусловлено доминантным геном  $N$ , который в гомозиготном состоянии ( $NN$ ) имеет летальное действие. Чешуйчатость (нормальное состояние) контролируется его рецессивным аллелем  $n$ . При ловле рыбы в сеть попало 428 чешуйчатых и 32 голых карпа. Определить частоты генов чешуйчатости и голости всех возможных генотипов. Какова вероятность появления карпов с генотипом  $NN$  в следующем поколении?

7.10. Дайте определения понятиям «популяция» и «чистая линия».

Задача. Контрактура мышц у крупного обусловлена аутосомным рецессивным геном  $s$ . У родившихся телят ноги согнуты в суставах и лишены подвижности. В одном стаде из 376 родившихся за год телят у 9 была контрактура мышц. Определить частоту заболевания контрактурой мышц в стаде. Определить частоты рецессивного гена  $s$ , вызывающего болезнь, и его аллеля  $S$ . Какова частота гетерозиготных телят  $Ss$ ?

### Тест для самоконтроля

1. Пенетрантность гена  $A$  30%. Это означает, что:

а) ген распространен в популяции с частотой 30%; б) встречаемость признака составляет 30%;

в) наследуется потомством в 30 %; г) проявляется у 30% унаследовавших данный ген.

2. Что такое панмиктическая популяция?

а) в которой происходят межлинейные скрещивания; б) в которой происходит инбридинг; в) свободно-скрещивающаяся.

3. Не приводят к изменению частот аллелей в популяции

а) инбридинг; б) мутации; в) миграции; г) естественный отбор.

4. Что такое генофонд?

а) совокупность всех генов организма; б) совокупность генов популяции; в) гаплоидный набор хромосом.

5. Частоты аллелей в идеальной популяции

а) равны 0; б) равномерно возрастают от поколения к поколению; в) равномерно убывают от поколения к поколению; г) не изменяются от поколения к поколению.

6. Кто предложил термины «популяция» и «чистая линия»?

а) Н.Н. Дубинин; б) С.С. Четвериков; в) Иоганнсен.

## **Тема 8. Основные проблемы и методы селекции**

### *Содержание*

Селекция как синтетическая наука. Предмет, методы и задачи селекции. Формы и методы отбора. Методы разведения селекционного материала: инбридинг, аутбридинг. Механизмы гетерозиса и роль гетерозиса в селекции.

### *Методические указания*

Изучение материала начинается с понятия «селекция» и с задач современной селекции. После усвоения этого материала можно перейти к изучению вопроса о законе гомологических рядов.

Изучите использование индуцированной мутационной изменчивости в селекции растений и микроорганизмов. Ознакомьтесь с методами разведения селекционного материала.

### *Теоретическая часть*

Селекция (от лат. *selectio, seligere* – отбор) – это наука о методах создания высокопродуктивных сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов. Современная селекция – это обширная область человеческой деятельности, которая представляет собой сплав различных отраслей науки, производства сельскохозяйственной продукции и ее комплексной переработки.

В ходе селекции происходят устойчивые наследственные преобразования различных групп организмов. По образному выражению Н.И. Вавилова, «...селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека». Известно, что достижения селекции широко использовал Ч. Дарвин при обосновании основных положений эволюционной теории.

Современная селекция базируется на достижениях генетики и является основой эффективного высокопродуктивного сельского хозяйства и биотехнологии.

### *Задачи современной селекции*

- Создание новых и совершенствование старых сортов, пород и штаммов с хозяйственно-полезными признаками.
- Создание технологичных высокопродуктивных биологических систем, максимально использующих сырьевые и энергетические ресурсы планеты.
- Повышение продуктивности пород, сортов и штаммов с единицы площади за единицу времени.
- Повышение потребительских качеств продукции.
- Уменьшение доли побочных продуктов и их комплексная переработка.
- Уменьшение доли потерь от вредителей и болезней.

Учение о современной селекции было нашим выдающимся соотечественником – агрономом, ботаником, географом, путешественником, всемирно признанным авторитетом в области генетики, селекции, растениеводства, иммунитета растений, крупным организатором сельскохозяйственной и биологической науки в нашей стране – Николаем Ивановичем Вавиловым (1887–1943). Многие хозяйственно-полезные признаки являются генотипически сложными, обусловленными совместным действием многих генов и генных комплексов. Необходимо выявить эти гены, установить характер

взаимодействия между ними, иначе селекция может вестись вслепую. Поэтому Н.И. Вавилов утверждал, что именно генетика является теоретической основой селекции.

#### Закон гомологических рядов

Систематизируя учение об исходном материале, Н.И. Вавилов сформулировал закон гомологических рядов (1920 г.):

1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство.

Согласно этому закону, у генетически близких видов и родов существуют близкие гены, которые дают сходные серии множественных аллелей и вариантов признака.

Теоретическое и практическое значение закона гомологических рядов:

- Н.И. Вавилов четко разграничил внутривидовую и межвидовую изменчивость. При этом вид рассматривался как целостная, исторически сложившаяся система.

- Н.И. Вавилов показал, что внутривидовая изменчивость неограничена и подчиняется определенным закономерностям.

- Закон гомологических рядов является руководством для селекционеров, позволяя предсказать возможные варианты признаков.

Н. И. Вавилов впервые осуществил целенаправленный поиск редких или мутантных аллелей в природных популяциях и популяциях культурных растений. В наше время продолжается поиск мутантных аллелей для повышения продуктивности штаммов, сортов и пород.

Эффективными способами получения исходного материала являются методы индуцированного мутагенеза – искусственного получения мутаций. Индуцированный мутагенез позволяет получить новые аллели, которые в природе обнаружить не удастся. Например, этим путем получены высокопродуктивные штаммы микроорганизмов (продуцентов антибиотиков), карликовые сорта растений с повышенной скороспелостью и т.д. Экспериментально полученные мутации у растений и микроорганизмов используют как материал для искусственного отбора. Этим путем получены высокопродуктивные штаммы микроорганизмов (продуцентов антибиотиков), карликовые сорта растений с повышенной скороспелостью и т.д.

Комплекс мероприятий, выполняемых селекционером от начала работы до создания нового сорта (породы, штамма), называется селекционным процессом. В общих чертах селекционный процесс включает три этапа: получение исходного материала для отбора, собственно отбор и испытание.

Нужно иметь в виду, что современный селекционный процесс начинается с создания модели сорта (породы), предназначенного для эксплуатации в определенных условиях, на определенном уровне агро(зоо)техники.

Для успешного ведения селекции необходимо изучение закономерностей наследования признаков в различных условиях среды. Любой генотип проявляется в фенотипе только при соблюдении ряда условий. Одни признаки в большей степени зависят от условий выращивания и ухода (удойность, яйценоскость), другие признаки в большей степени зависят от генотипа (жирномолочность, масса яиц). По первой группе признаков селекцию вести очень трудно, необходимо подбирать комплекс агро- и зоотехнических мероприятий. По второй группе признаков селекцию вести легче, т.к. генотип и фенотип более тесно связаны между собой (говорят, что признак характеризуется высокой наследуемостью). Таким образом, селекции подвергается не сам признак, а его норма реакции – генетически обусловленная способность организма

изменять степень выраженности своих признаков в определенных пределах в определенных условиях внешней среды.

Известно, что норма реакции зависит и от особенностей генотипа, и от действия экзогенных факторов (условий среды), и от специфики данного признака. Под особенностями генотипа подразумевается и сочетание аллелей главных генов (олигогенов), и особенности генотипической среды, включающей полигены, эпистатические гены и гены–модификаторы. Для полной характеристики нормы реакции по определенному признаку необходимо изучить все распределения этого признака в градиентах разных условий среды.

Для повышения продуктивности часто используют отдаленные скрещивания. Однако гетерозис у животных тесно связан с бесплодием, например, лошадь × осел → мул; одногорбый верблюд × двугорбый верблюд → нар. Гибриды первого поколения в этом случае не могут быть использованы для дальнейшей селекции.

Некоторые пушные животные еще находятся на стадии доместикиции (т.е. одомашнивания), например, лисы. Доместикация включает отбор на стрессоустойчивость, на способность давать плодовитое потомство в условиях неволи, на спокойное отношение к человеку, на способность переносить гиподинамию и т.д.

Спаривание животных, находящихся в родственных отношениях, называют инбридингом.

Родственное спаривание, или инбридинг – метод подбора, используемый в племенном животноводстве для закрепления ценных наследственных признаков того или иного животного в последующих поколениях.

У родственных между собой животных наблюдается сходство по определенным парам аллелей, которые они получили от общего предка. Это сходство тем больше, чем ближе степень родства.

В результате применения инбридинга происходит изменение генных частот, возрастает, вероятность выщепления рецессивных гетерозигот, что является причиной инбредной депрессии, выражающейся в снижении плодовитости животных, рождении аномальных особей.

Однако угнетающее действие инбридинга проявляется не всегда. Многие растения постоянно и без всяких признаков депрессии размножаются исключительно или преимущественно самоопылением, н-р, пшеница, овес, рис, горох, табак. У лабораторных животных (мыши, крысы), у которых инбридинг большей частью приводит к вредным воздействиям, в отдельных случаях даже очень длительный тесный инбридинг не приводил к сколько-нибудь заметным отрицательным результатам.

Многие породы животных выведены в результате близкородственных скрещиваний, с помощью инбридинга. Еще в 19 веке были получены чистокровная английская скаковая лошадь, породы, породы дюргамского быка и т.д.

Скрещивание между неродственными особями, или аутбридинг, по своим генетическим следствиям прямо противоположно инбридингу. Аутбридинг повышает гетерозиготность потомков, гибриды первого поколения часто оказываются более жизнеспособными, плодовитыми и продуктивными, чем родители, т.е. проявляют гибридную мощь (гетерозис).

Под гетерозисом понимают сложное биологическое явление, при котором животное, полученное от скрещивания при определенном подборе, превосходит лучшую из родительских форм по жизнеспособности, энергии роста, плодовитости, крепости конституции, продуктивности и устойчивости к заболеваниям.

Термин «гетерозис» в биологию был введен американским ученым Г. Шеллом (1914), который объяснял наличие «гибридной силы» состоянием гетерозиготности в генотипе организма, формирующейся в результате скрещивания.

Гетерозис проявляется у потомства первого поколения, затем он заметно затухает и исчезает в последующих поколениях. Больше всего эффект гетерозиса проявляется по низконаследуемым признакам.

В основе гетерозиса лежат:

- 1) наследование количественного характера различных признаков;
- 2) важнейшие генетические и биологические процессы, происходящие в организме;
- 3) более интенсивное протекание нуклеинового обмена;
- 4) активность тканевых ферментов и повышение уровня окислительно-восстановительных процессов в организме;
- 5) улучшение функционирования пищеварительной системы и органов размножения, что в конечном итоге способствует повышению уровня хозяйственно полезных признаков животных.

Основными показателями гетерозиса являются: повышение эмбриональной и постэмбриональной жизнеспособности; снижение затрат корма на единицу продукции; повышение скороспелости, плодовитости, продуктивности; приспособление к смене условий и новым элементам технологии.

В настоящее время селекция как процесс управления эволюцией видов животных все в большей степени использует современные достижения генетики и биотехнологии.

Для создания новых пород и популяций, сочетающих высокую продуктивность с устойчивостью к заболеваниям, жизнеспособностью и плодовитостью, способных к длительной эксплуатации в условиях промышленной технологии, необходимо вести отбор и подбор животных не только по внешним фенотипическим признакам, но также по их генетическим маркерам.

При отборе и подборе важное значение имеет выявление генотипов животных, особенностей генетической детерминации признаков, характера их наследования и взаимодействия с другими признаками.

Большинство хозяйственно полезных признаков животных относится к категории количественных и наследуется по полигенному типу. Эти признаки характеризуются сильно выраженной изменчивостью между особями стада, более крупной популяции или породы. Фенотипическая изменчивость того или иного признака обуславливается особенностями генотипов животных (генетическая изменчивость) и внешнесредовыми (ненаследственными) факторами (уровень кормления, особенности содержания и т. д.). Взаимодействие тех и других факторов (реакция генотип — среда) приводит к разной степени выраженности признака у конкретного животного и формирует изменчивость его в популяции.

При селекции животных важно оценить уровень генетической изменчивости в общей фенотипической изменчивости каждого из селекционируемых признаков. Для этого разработан показатель наследуемости, или коэффициент наследуемости  $h^2$ , который характеризует долю генетического разнообразия в структуре фенотипического разнообразия. При его определении учитывается фенотипическая корреляция родитель—потомок или регрессия потомка на родителя, а также корреляции между любыми родственниками. В соответствии со схемой коэффициентов, предложенной Райтом и Фишером для определения показателя наследуемости, принято коэффициент фенотипической корреляции родитель—потомок или между сибсами умножать на 2, коэффициент корреляции по полусибсам — на 4. Величина изменчивости признаков у животных обуславливается возрастом, физиологическим состоянием и другими случайными паратипическими факторами. Максимально точно выявить степень генетического разнообразия в популяции можно при создании оптимальных условий эксплуатации животных.

Вариабельность признака при смежных или в ряду последовательных его измерениях определяется коэффициентом повторяемости внутриклассовой корреляции.

Чем выше коэффициент повторяемости, тем более значительная роль генотипа в определении признака и соответственно меньше влияние внешней среды.

Плейотропное действие генов, взаимодействие белковых продуктов, синтезируемых под контролем генотипа, определяют взаимосвязь между количественными признаками животных. Характер этой связи обычно криволинейный, положительный или отрицательный. Степень взаимосвязи признаков определяют с помощью коэффициентов корреляции  $r$  и выражают в долях единицы. Высокая положительная величина  $r$  между двумя признаками указывает на возможность увеличения их уровня при отборе.

Кроме основных, или главных, генов, контролирующих развитие признака, выделяют гены-модификаторы. Их роль состоит в усилении фенотипического проявления главных генов. Накопление генов-модификаторов возможно методами селекции. Наряду с действием гена, направленным на формирование одного конкретного признака, выделяют еще множественный, или плейотропный, эффект, в результате которого затрагивается морфология или функция нескольких органов или уровень развития признаков. Существует предположение, что каждый ген действует на все признаки организма и все гены обуславливают формирование или уровень развития одного конкретного признака. Отбором называется целеустремленный зоотехнический метод улучшения пород, стад и отдельных групп животных путем сохранения особей желательного типа и устранения самой природой или человеком нежелательных особей.

Естественный отбор, по Ч. Дарвину, — это выживание в борьбе за существование тех особей, которые лучше приспособлены к окружающим их условиям и к воспроизведению себе подобных. Так, через выживание наиболее приспособленных особей совершается эволюция диких животных и растений. Благодаря естественному отбору у животных создаются новые, вполне сбалансированные генетические сочетания, связанные с устойчивостью в индивидуальном формообразовании, что способствует выживанию нормальных, жизнеспособных форм.

В животноводстве под искусственным отбором понимают выделение в каждом поколении для дальнейшего разведения лучших животных, наиболее крепких, здоровых и ценных по своим продуктивным и племенным качествам. Ч. Дарвин в искусственном отборе выделял две формы — методический и бессознательный отборы. Обе эти формы человек использует для сохранения тех животных, которые для него наиболее полезны.

Существует несколько форм искусственного отбора. Массовый отбор — это отбор животных по фенотипу, т. е. по их продуктивности, экстерьеру, конституции, интерьеру, жизнеспособности и т. д. Он проводится по индивидуальным показателям животных, независимо от места, занимаемого ими среди предков, боковых родственников и потомков.

Эффективность массового отбора определяется в основном степенью наследуемости селекционируемого признака и интенсивностью отбора.

В товарных хозяйствах применяется еще групповой отбор (форма массового отбора), при котором отобранных животных разделяют на группы в соответствии с целями разведения. При индивидуальном отборе животных отбирают по генотипу — родословной, боковым родственникам и качеству потомства. Эта оценка проводится также по фенотипам их предков, боковых родственников и потомков.

Индивидуальный отбор является наиболее эффективным в племенной работе. Самый надежный критерий этого отбора — оценка отбираемых животных по качеству их потомков. Эффективность отбора зависит и от благоприятного для потомства сочетания генов обоих родителей.

Косвенный отбор, предложенный Е. А. Богдановым, основывается на законе корреляции, сущность которого состоит в том, что при изменении одних признаков в ряде случаев изменяются и другие. Косвенный отбор позволяет по развитию одних признаков животного, не представляющих хозяйственной или племенной ценности, судить о развитии других, более ценных качеств.

Отбор животных, направленный на закрепление и сохранение определенного желательного типа, И.И. Шмальгаузен назвал стабилизирующим отбором. Он благоприятствует установившейся норме при элиминации всех заметных от нее отклонений. Одной из его форм является технологический отбор, т. е. отбор животных, приспособленных к каким-либо конкретным условиям их эксплуатации (такое название отбора предложил А. И. Овсянников).

### Контрольные вопросы

- 1.1. Что понимается под термином «селекция»?
- 1.2. Дайте определения понятиям «наследственность», «наследование» и «наследуемость».
- 1.3. Какие факторы влияют на эффективность отбора?
- 1.4. В чем заключается различия между инбридингом и гетерозисом?
- 1.5. Какое значение для селекции имеет сохранение генофонда животных?
- 1.6. Что такое инбридинг и инбредная депрессия?
- 1.7. Что такое гетерозис?
- 1.8. Какова роль мутаций и изоляций в видообразовании?
- 1.9. Расскажите о формах естественного отбора.
- 1.10. Почему генетика является теоретической основой селекции?

### Тест для самоконтроля

1. Селекция - процесс...:
  - а) одомашнивание животных;
  - б) изменение живых организмов человеком для своих потребностей;
  - в) изучения многообразия и происхождения культурных растений.
2. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости обнаружил...
  - а) генетическое родство между видами;
  - б) историческое родство между видами;
  - в) сходство мутационных процессов у близких родов и видов.
3. Селекция как вид научной деятельности возникла:
  - а) во второй половине XX в. благодаря использованию искусственного мутагенеза в селекции;
  - б) в первой половине XX в. благодаря открытию Н.И. Вавиловым центров происхождения культурных растений;
  - в) в середине XIX в., благодаря созданию эволюционной теории Ч.Дарвином;
  - г) в конце XIX в., благодаря работам И.В. Мичурина.
4. Причиной окультуривания растений и одомашнивания животных является:
  - а) переход человека от охоты на диких животных и сбора дикорастущих растений к разведению животных и выращиванию растений в искусственно созданных условиях;
  - б) возрастание потребностей человека в пище и одежде;
  - в) постоянное улучшение человеком свойств культивируемых растений и животных;
  - г) зависимость благополучия человека от ограниченного набора видов растений и животных.
5. Одомашнивание является начальным этапом:
  - а) селекции растений, животных;
  - б) селекции растений;
  - в) гибридизации;
  - г) селекции животных.
6. Совокупность особей, искусственно созданную человеком, характеризующуюся определенными наследственными особенностями - продуктивностью, морфологическими и физиологическими признаками, называют:
  - а) видом
  - б) типом
  - в) популяцией
  - г) породой, сортом
7. На первых этапах окультуривания растений человек пользовался отбором бессознательно, т.е.:

- а) отбирал растения только по одному признаку;
  - б) отбирал растения по приспособленности переносить недостаток воды или ее избыток;
  - в) отбирал растения, способные сохранять семена в колосе;
  - г) ставил цели изменить лишь отдельные признаки растения.
8. Человек начал пользоваться сознательным отбором:
- а) не зная законов наследственности и не владея теорией отбора;
  - б) владея теорией отбора;
  - в) владея практикой гибридизации;
  - г) открыв законы наследственности.
9. В селекции при получении чистых линий и их последующем скрещивании между собой наблюдается явление:
- а) отдаленной гибридизации
  - б) искусственного отбора
  - в) полиплоидии
  - г) гетерозиса
10. Искусственный отбор в отличие от естественного:
- а) более древний
  - б) проводится человеком
  - в) сохраняет особей с признаками, полезными для организма
  - г) проводится факторами окружающей среды
11. Близкородственное скрещивание животных и самоопыление растений:
- а) не изменяет жизнеспособность и плодовитость потомков;
  - б) снижает жизнеспособность и плодовитость потомков;
  - в) повышает жизнеспособность и плодовитость потомков;
  - г) повышает жизнеспособность и снижает плодовитость потомков
12. Использование искусственного мутагенеза в селекции обусловлено необходимостью:
- а) повышения частоты мутаций у организмов;
  - б) перевода рецессивных мутаций в гетерозиготное состояние;
  - в) уменьшения частоты мутаций у организмов;
  - г) повышения гомозиготности особей.

### ***Тема 9. Органическая эволюция как объективный процесс.***

#### *Содержание темы*

Дарвиновский период в истории эволюционных идей. Теория эволюции органического мира Чарлза Дарвина. Развитие классического дарвинизма в конце XIX и в первой четверти XX века. Организация жизни и ее основные характеристики. Основные этапы развития жизни на Земле. Системность и организованность жизни.

#### *Методические указания*

Согласно современным представлениям, формирование планеты Земля произошло около 7 млрд лет назад. Есть сведения, что жизнь возникла порядка 500 млн – 1 млрд лет назад. Изучите вопрос возникновения и становления жизни на Земле. Попытайтесь разобраться, в чем состоит заслуга Ч. Дарвина в объяснении процесса развития и становления видов.

#### *Теоретическая часть*

Изучению эволюционного процесса в современной науке уделяется большое внимание, и этим занимаются все биологические дисциплины. Основываясь на данных специальных дисциплин, эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни, впервые в общей форме, вскрытые Ч. Дарвином.

Идея развития живой природы прослеживается в грудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. По этим представлениям, примерно 4 млн лет назад предки современных людей перешли к коллективному добыванию пищи, а современный человек появился менее 1 млн лет назад. Уже в глубокой древности, несколько тысяч лет назад независимо в Месопотамии, Средиземноморье, Индостане и Китае возникли религиозно-философские идеи трансформизма – превращения одного

существа в другое; креационизма (от creatio – сотворение) – божественных актов творения; а на основе практики сельского хозяйства возникли глубокие практические знания методов создания новых пород. К началу новой эры в центрах цивилизации были описаны тысячи видов животных и растений.

На существование мира христианским учением отводилось около 6 тыс. лет; столетиями сохраняется мнение о том, что за 4004 года до н.э. мир был создан Господом Богом. Изучение природы было фактически запрещено; сотни талантливых ученых, тысячи древних книг были уничтожены за это время. Только в Испании на кострах за столетия инквизиции было сожжено около 35 тыс. человек и более 300 тыс. подвергнуты пыткам.

Благодаря успехам систематики, сравнительной анатомии, биогеографии в XVII–XVIII вв. в естествознании происходит дальнейшее накопление фактического материала. Всеобъемлющую для того времени «Систему природы» (1735) предложил великий шведский натуралист К. Линней (1707–1778). Одна из крупных заслуг его – введение биномиальной номенклатуры, которая и поныне используется в биологии. Как и Рей, Линней допускал естественное возникновение разновидностей, но был убежден в том, что «видов столько, сколько различных форм сотворила предвечная сущность». Он рассматривал вид как стабильный элемент в природе и верил в библейскую легенду о сотворении видов.

В XIX в. происходит самое значительное событие в истории развития эволюционной мысли – Ч. Дарвин формулирует в 1842–1853 гг. теорию эволюции. Однако эволюционное учение как целостная система взглядов, доказывающих развитие природы, сформировалось до возникновения дарвинизма: оно было создано трудами французского биолога Ж.Б. Ламарка и рядом непосредственных предшественников Ч. Дарвина в первой половине XIX в.

В труде «Философия зоологии» (1809) Ж.Б. Ламарк дает эволюционное обоснование «лестницы существ». По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу (принцип градации). Это «стремление к прогрессу» не определяется внешними причинами, они лишь нарушают правильность градации. Второй принцип, положенный Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении изначальной целесообразности реакций любого организма на изменение внешней среды и признания возможности прямого приспособления.

В истории биологии Ламарк обессмертил свое имя – ввел термин «биология», создал систему животного мира, в которой впервые животные были разделены на «позвоночных» и «беспозвоночных», выделил в отдельные классы паукообразных и кольчатых червей, а также подробно обосновал предположение о путях происхождения человека от обезьяноподобных предков. Но главным теоретическим достижением Ж.Б. Ламарка, несомненно, является создание эволюционной концепции развития природы.

Философские воззрения и аргументация эволюционных взглядов Ж.Б. Ламарка неоднократно служили предметом справедливой критики. Его взгляды основаны на деизме (от лат. deus – бог) – материя первична и сама по себе пассивна, а развитие ее определяется «творцом всего сущего». Увлечшись идеей о постепенном и всеобщем изменении видов и превращении их в другие виды, Ламарк стал отрицать реальность существования видов в природе. Ему казалось, что достаточно изгнать из биологии понятие «вид», как автоматически прекратится спор между креационизмом и трансформизмом. При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, по существу натурфилософской, с выраженными элементами идеализма (внутреннее стремление к прогрессу, изначальная целесообразность любой реакции на измененные условия). Тем не менее мы должны отдать должное этому выдающемуся мыслителю, предложившему первую целостную концепцию эволюции органического мира.

В разных областях биологии к первой четверти XIX в. был накоплен огромный фактический материал, который нуждался в обобщении. Для такого обобщения нужны были новые подходы. Практика сельского хозяйства требовала создания теории, которая позволила бы развивать дальше методы селекционной работы.

Ч. Дарвин (1809–1882) в юности верит в Библию, собирается стать сельским пастором и занимается зоологией как натуралист-любитель. В 22 года Ч. Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалованья) отплывает в кругосветное путешествие на экспедиционном судне «Бигль» английского адмиралтейства. «Бигль» обогнул земной шар, пройдя с юга вокруг Южной Америки, побывал в водах Австралии и Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. По время стоянок корабля Ч. Дарвин собирал ботанические, палеонтологические и зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения.

Заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он объяснил процесс развития и становления видов, вскрыв механизм эволюции. Именно это и превратило эволюционное учение в теорию эволюции.

Основываясь на изучении большого числа фактов из области естествознания и практики растениеводства и животноводства, Ч. Дарвин приходит к выводу о существующем в природе стремлении к размножению каждого вида в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений ни в животном, ни в растительном мире. Потенциально каждый вид способен произвести, и производит гораздо больше особей, чем выживает их до взрослого состояния; юных особей всегда больше, чем взрослых. Однако число взрослых особей каждого вида растений и животных сохраняется более или менее постоянным. Появляется на свет огромное число особей, до взрослого состояния выживает лишь незначительная часть. Следовательно, остальные гибнут в «борьбе за жизнь», в «борьбе за существование» – таков первый важный вывод.

Наблюдения в природе показывают, что для животных и растительных организмов характерна всеобщая изменчивость признаков и свойств, ибо даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей. При средних благоприятных условиях эти различия могут не играть существенной роли, но в крайне неблагоприятных условиях каждое мельчайшее различие может стать решающим для выживания.

Гениальность Ч. Дарвина состояла в том, что из сопоставления фактов борьбы за существование и всеобщей изменчивости признаков и свойств он пришел к заключению о неизбежности в природе избирательного уничтожения одних особей и размножения других – естественного отбора. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд различия дают определенные преимущества одним особям и приводят к гибели других. В конечном итоге в живых остаются лишь особи, обладающие определенными, в конкретных условиях благоприятными свойствами, отличающими их от остальных особей этого вида. Неизбежным результатом отбора оказалось возникновение приспособлений и на этой основе – таксономического и экологического разнообразия.

Прошло более 140 лет со дня опубликования «Происхождения видов...», и все это время эволюционная теория непрерывно развивалась. В этом развитии можно выделить несколько важных этапов .

Таблица 1.

Основные этапы развития эволюционной теории

Этапы	Годы	Характеристика периода
I	1859–1900	Борьба за утверждение идеи эволюции. Формирование классического дарвинизма и основных антидарвиновских направлений эволюционной мысли. Возникновение эволюционной биологии
II	1901 – начало 20-	Кризис классического дарвинизма, связанный с возникновением генетики и ее противопоставлением дарвинизму. Усиление всех

	х	форм антидарвинизма
III	Конец 20-х – начало 30-х	Начало перехода к популяционному мышлению. Начало систематических экспериментальных исследований микроэволюции
IV	Конец 30-х – начало 50-х	Синтез генетики и дарвинизма. Формирование и развитие синтетической теории эволюции. Начало развития экосистемного мышления
V	50–80-е	Изучение молекулярных основ изменчивости и эволюции. Начало изучения эволюции экосистем, Развитие неокатастрофизма и других форм антидарвинизма. Оживление креационизма

Формирование классического дарвинизма. Через полтора месяца после выхода в свет первого издания появилось и так же быстро разошлось второе издание «Происхождения видов...». Вскоре книга была переведена на все европейские языки и стала достоянием самых широких кругов читающего общества, особенно в Германии, России, Англии, Соединенных Штатах. Все новые группы явлений и фактов описываются с позиций дарвинизма. Через несколько лет антиэволюционизм и креационизм окончательно теряют положение господствующих концепций.

В этом процессе большое значение имела пропагандистская деятельность Т. Гексли, А. Уоллеса и Дж. Гукера в Англии; Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура в Германии; К.А. Тимирязева, И.И. Мечникова, А.О. и В.О. Ковалевских, И.М. Сеченова в России; Аза Грея в Америке.

Вторая половина XIX в. – период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп животных и растительных организмов. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем метод «тройного параллелизма» – сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии. На основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные черты эволюции групп (макроэволюции): принцип аллогенеза и арогенеза, биогенетический закон, происхождение от неспециализированных предков и прогрессивной специализации, необратимость эволюции, принцип мультифункциональности органов и эволюции органов путем смены функции и др. Так завершается «романтический» период развития дарвинизма.

Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие биологи либо не приняли (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками, либо выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, Л. Келликер, К. Негели и др.). Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Дарвин), возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения также, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений (недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых стадий развития полезных уклонений, неясным оставалось возникновение общего плана строения в крупных группах организмов и т.п.).

Критика дарвинизма, особенно усилилась в период возникновения генетики. Этот период условно можно назвать периодом отрицания дарвинизма. В это время (конец XIX – начало XX в.) не только в биологии, но и в других областях естествознания нападки на материалистические взгляды усилились. Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось все шире и шире, а теория естественного отбора – центральное звено всей эволюционной теории – стала подвергаться все более жесткой критике. Причин тому было несколько, но основная

– отсутствие достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристиках живого на Земле – наследственности и изменчивости.

Генетика позволила проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. На внутривидовом (микроэволюционном) уровне при изучении эволюции оказалось возможным применить точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных факторов, сформулировать представления об элементарной эволюционной единице (популяция), элементарном эволюционном материале и явлении. Все это привело к созданию Ф.Г. Добржанским и Н.В. Тимофеевым-Ресовским в 1937–1939 гг. учения о микроэволюции – одного из главных разделов современной теории эволюции.

В развитии этапа эволюционной теории, называемого синтетической теорией эволюции, большую роль сыграло объединение данных многих отраслей биологии на базе дарвинизма: генетико-экологического изучения структуры популяции (Н.И. Вавилов, Г. Турессон, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.Н. Синская, Дж. Клаузен, М.А. Розанова и др.), экспериментального и математического изучения борьбы за существование и естественного отбора (В.Н. Сукачев, Дж. Б.С. Холдейн, Г.Ф. Гаузе, Г. Кетлуэлл и др.), данных экспериментальной и теоретической генетики (Р. Фишер, С. Райт, А.Н. Колмогоров, М. Лернер, К. Мазер, Н.П. Дубинин, Б. Ренш, Е.Б. Форд, Г. Стеббинс, Р. Левонтин и др.), развития теории вида (Н.И. Вавилов, Дж. Хаксли, Э. Майр, К.М. Завадский, Н.Н. Воронцов, В. Грант и др.) и ряда других направлений.

Выделение микроэволюционного уровня в теории эволюции и значительный прогресс в изучении механизмов эволюционного процесса способствовали разработке проблем эволюции и более крупного уровня – макроэволюционного (Н.И. Вавилов, И.И. Шмальгаузен, Дж.Г. Симпсон, В. Ренш, А.Н. Северцов и др.).

В нашей стране активно развивалось исследование эволюции отдельных крупных групп животного и растительного мира (цветковых растений – Б.М. Козо-Полянский, А.Л. Тахтаджян и др., членистоногих – М.С. Гиляров, Д.М. Федотов и др., простейших – В.А. Догель, Ю.И. Полянский и др., многоклеточных – А.В. Иванов, В.Н. Беклемишев, Н.А. Ливанов, А.А. Парамонов и др., позвоночных – П.П. Сушкин, М.А. Мензбир, Ю.А. Орлов, Л.П. Татарин и др.). Советские исследователи внесли выдающийся вклад в развитие некоторых «пограничных» эволюционных дисциплин (например, эволюционной физиологии – Л.А. Орбели, Е.М. Крепс и др., эволюционной палеонтологии – А.А. Борисяк, Б.С. Соколов и др., эволюционной биохимии – А.Б. Благовещенский, А.Н. Белозерский и др., эволюционной морфологии – А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, А.А. Заварзин, Н.Г. Хлопин и др., эволюционной экологии – биогеографии – С.С. Шварц, Н.А. Бобринский, В.Г. Гептнер, И.И. Пузанов и др.).

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными, одно- и многоклеточными существами; многоклеточные, в свою очередь, представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет разнообразные типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

Во всем, казалось бы, бесконечном многообразии живого можно выделить несколько разных уровней организации живого: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, онтогенетический, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный.

Молекулярно-генетический уровень. При изучении этого уровня достигнута, видимо, наибольшая ясность в определении основных понятий, а также в выявлении элементарных структур и явлений. Развитие хромосомной теории наследственности, анализ мутационного процесса, изучение строения хромосом, фагов и вирусов вскрыли основные черты организации элементарных генетических структур и связанных с ними явлений. Известно, что основные структуры на этом уровне (коды наследственной

информации, передаваемой от поколения к поколению) представляют собой ДНК, дифференцированную по длине на элементы кода – триплеты азотистых оснований, образующих гены.

Онтогенетический уровень – следующая, более комплексная ступень организации жизни на Земле. На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения до смерти. По существу, онтогенез – это процесс развертывания, реализации наследственной информации, закодированной в управляющих структурах зародышевой клетки. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи. Через оценку индивидуума в процессе естественного отбора происходит проверка жизнеспособности данного генотипа.

Популяционно-видовой уровень. Объединение особей в популяции, а популяций в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Конкретная среда протекания процесса эволюции, идущего в отдельных популяциях, – биогеоценоз. В то же время биогеоценоз – элементарная единица следующего уровня организации жизни на Земле.

Биогеоценотический (экосистемный) уровень. Популяции разных видов всегда образуют в биосфере Земли сложные сообщества – биоценозы. Биоценоз – совокупность растений, животных, грибов и прокариот, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой. Вместе с конкретными участками земной поверхности (педосферы), занимаемыми биоценозами, и прилегающей атмосферой называются экосистемами.

Отрицание возможности самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития органической природы и жизни в прошлом из неорганической материи. Известно, что на определенной стадии развития материи жизнь может возникнуть как результат естественных процессов, совершающихся в самой материи.

По современным данным Земля образовалась 4,0 – 4,5 млрд лет назад. 100–600 млн лет понадобилось для ее остывания, образования коры, океанов, первичной атмосферы. Данные радиохимического анализа (по времени распада радиоактивных элементов) и палеомагнитологии совпадают и свидетельствуют, что возраст земной коры составляет около 3,9 млрд лет. По-видимому, жизнь на Земле возникла около 3,8 млрд лет назад.

Признаки деятельности живых организмов обнаружены многократно в докембрийских породах, рассеянных по всему земному шару. В Южной Африке (местечко Фиг-Три) обнаружены породы со следами деятельности микроорганизмов, возраст которых более 3,5 млрд лет.

Процессы, предшествовавшие возникновению жизни на Земле, несомненно, совершались на основе тех же физических и химических законов, которые действуют на Земле и ныне.

Земля, проходя через пылевое облако в течение 105–106 лет, могла получить вместе с космической пылью 108–1010 т органического материала, что превосходит в количественном отношении современную биомассу нашей планеты. Органическое вещество Земли пополнялось и за счет извержения вулканов. Так, подсчитано, что одно извержение вулкана выбрасывает на Землю до 1000 т органического вещества. Благодаря оседанию на поверхности ультрамикроскопических пылинок разные компоненты космической или вулканической органики могли вступить между собой в реакции, образуя своеобразную оболочку из аминокислот, мочевины и других веществ, используя энергию УФ-лучей. Подобные процессы создавали необходимую концентрацию веществ

пространственно и могли способствовать быстрому возникновению живых существ в первичном океане.

Возможность сохранения и передачи информации посредством матричного принципа редупликации привела к возможности создания генотипа и генетического кода, уникальная пространственная структура молекулы (аналог фенотипа) определила возможность действия естественного отбора наиболее подходящих для конкретной ситуации макромолекул.

Все изложенное – не более как правдоподобные гипотезы возможных путей возникновения жизни, и здесь можно ожидать новых интересных открытий. Так, в последние годы показано, что давно известные бактерии, обитающие в горячих источниках, на дне океанов, в желудках некоторых жвачных животных, поглощающие углекислый газ, водород и выделяющие метан (метанообразующие бактерии), сохранили многие черты протобионтов.

В проблеме возникновения жизни на Земле еще много неясного. Занесена ли жизнь на Землю или она здесь возникла? Обнаружение в конце XX в. следов ископаемых прокариот (по-видимому, цианобактерий) в метеоритах вновь оживило интерес к гипотезе панспермии, выдвинутой еще в конце XIX в. С. Аррениусом и поддержанной В.И. Вернадским (он считал жизнь «вечным явлением»), а в наше время – известным микробиологом Г.А. Заварзиним. Однако, учитывая, что все больше фактов и расчетов указывает, что вся наша Вселенная образовалась в результате «большого взрыва» 12–20 млрд лет назад, то гипотеза панспермии не решает проблему возникновения жизни, а лишь переносит место ее возникновения с Земли на другие космические тела и несколько отодвигает срок возникновения жизни.

Большинство исследователей признают, что вскоре после возникновения жизни она разделилась на три корня, которые можно назвать надцарствами. По-видимому, больше всего черт исходных протоорганизмов сохранили архебактерии, которых прежде объединяли с настоящими бактериями – эубактериями. Архебактерии обитают в бескислородных илах, концентрированных растворах солей, горячих вулканических источниках. Второе мощное надцарство – эубактерии. Из третьего корня развилась ветвь организмов, имеющих оформленное ядро с оболочкой, – эукариоты.

Первые растения – зеленые водоросли – обнаружены в отложениях архея (около 3 млрд лет назад). Первые животные пока в ископаемом виде не обнаружены, и в верхнем протерозое, особенно в венде (около 1,5 млрд лет назад), появляются многоклеточные кишечноротовые, членистоногие и иглокожие. В венде же появились первые растительные организмы (амебы, инфузории, грибы), что сразу же усложнило существовавшие прежде экосистемы консументами первого порядка.

Возникновение многоклеточных организмов сопровождалось повышением устойчивости экосистем и открыло возможности для их развития в разных направлениях.

По мере развития новых групп организмов происходит многократное усложнение среды жизни – биосферы – и эволюция одних групп оказывается тесно связанной с эволюцией других. Увеличивающееся разнообразие жизни становится причиной ее дальнейшей эволюции.

### **Контрольные вопросы**

- 9.1. Какие идеи о развитии живой природы господствовали в Древности и Средневековье? В чем различие в подходах к познанию природы в эти периоды?
- 9.2. Перечислите наиболее крупные достижения биологии XVIII – начала XIX в., сыгравшие определяющую роль в обосновании идеи эволюции органического мира.
- 9.3. В чем заключаются основные положения эволюционной концепции Ж.Б. Ламарка? Оцените их с естественнонаучной и методологической точек зрения.
- 9.4. В чем состояла принципиальная новизна подхода Ч. Дарвина к изучению процесса эволюции органического мира?

- 9.5. Как оценивал Ч. Дарвин учение Ж.Б. Ламарка? В чем принципиальное различие в подходах Ч. Дарвина и Ж.Б. Ламарка к объяснению механизма процесса эволюции?
- 9.6. Какие основные пять этапов в развитии дарвинизма можно выделить?
- 9.7. В чем заключаются основные черты современного этапа развития дарвинизма?
- 9.8. Перечислите и расскажите об уровнях организации живого.
- 9.9. В чем состоят характерные черты развития биологии в эпоху Возрождения?
- 9.10. Охарактеризуйте (с фактами и аргументами) главные направления борьбы вокруг идеи исторического развития живой природы в XVII–XIX вв.

#### **Тесты для самоконтроля**

1. Этот шведский учёный твёрдо верил, что все свойства живого - результат Божественного замысла.
  - а) Карл Линней
  - б) Ламарк
  - в) Дарвин
2. Великий английский биолог, заложивший основы современной теории эволюции биологических видов.
  - а) Ж.-Б. Ламарк
  - б) Ч. Дарвин
  - в) К. Линней
3. Изменчивость, возникающая в ответ на изменения условий жизни.
  - а) ненаследственная
  - б) наследственная
  - в) мутационная
4. Основой эволюционного процесса является ... изменчивость.
  - а) мутационная
  - б) ненаследственная
  - в) наследственная
5. Процесс видообразования.
  - а) микроэволюция
  - б) макроэволюция
  - в) эволюция
6. Изменения состава жизненных форм на Земле в течение очень длительных промежутков времени.
  - а) эволюция организмов
  - б) микроэволюция
  - в) макроэволюция
7. Ароморфоз это...
  - а) существенные эволюционные изменения организма
  - б) несущественные эволюционные изменения
  - в) независимая эволюция тех систем органов, которые выполняют сходные функции
8. Прогрессивные, но мелкие эволюционные изменения.
  - а) идиоадаптация
  - б) дегенерация
  - в) ароморфоз

#### ***Тема 10. Основные методы изучения эволюционного процесса***

##### *Содержание темы*

Палеонтологические методы. Биогеографические методы. Морфологические методы. Эмбриологические методы. Экологические, генетические, иммунологические методы и методы систематики, биохимии и молекулярной биологии.

### *Методические указания*

Эволюция – историческое развитие живого на Земле – в настоящее время предстает не в виде правдоподобной гипотезы, а в качестве неопровержимого факта, подтверждаемого суммой наших знаний из разных областей естественных наук.

В комплексе разные методы позволяют изучать эволюционный процесс от происхождения крупных групп и экосистем до возникновения новых популяций и видов. В результате изучения раздела необходимо ознакомиться с основными методами изучения эволюционного процесса.

#### *Теоретическая часть*

Рассмотрим главные из методов изучения эволюционного процесса, представляемых биологическими дисциплинами в последовательности, которая отражает проникновение эволюционных идей в эти дисциплины: сначала палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и систематические, а затем данные генетики, биохимии, молекулярной биологии. Палеонтологические методы. По существу, все без исключения методы палеонтологии как науки об ископаемых организмах могут рассматриваться как методы изучения эволюционного процесса. Рассмотрим более подробно лишь главные палеонтологические методы изучения эволюции: выявление ископаемых промежуточных форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм.

Ископаемые переходные формы – формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп. Поиски и детальные описания таких форм служат важными методами восстановления филогенеза отдельных групп.

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы *Archaeopteryx* с длинным, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными ребрами, развитыми зубами. Но это были уже настоящие птицы: тело покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья. Последний из рассматриваемых в этой связи примеров – звероподобная рептилия *Lusaeonops* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости (*os dentale*), вторичного костного нёба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов на клыки, резцы и зарезцовые зубы, как и многие другие черты, делали общий облик этого животного похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

Палеонтологические ряды – ряды ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза. По числу найденных промежуточных звеньев такой ряд может быть более или менее подробным, но во всех случаях это должен быть именно ряд форм, близких не только основными, но и частными деталями строения и, несомненно, генеалогически связанных друг с другом в процессе эволюции.

Являясь ведущими при изучении процессов макроэволюционных (текущих обычно в масштабах сотен тысяч – сотен миллионов лет), палеонтологические методы не могут быть применены, как правило, при изучении микроэволюционных процессов – во временных масштабах сотен и тысяч лет.

Биогеографические методы. Биогеография дает в руки исследователей методы, позволяющие проанализировать общий ход эволюционного процесса в самых разных масштабах.

В конце юрского периода Лавразия начинает раскалываться на Северную Америку и Евразию. Но Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) еще образуют монолит. Следы этого бывшего единства сохраняются в современной фауне. Таковы ящерицы – игуаны Мадагаскара и Южной Америки, многочисленные сомовые и харациновидные рыбы Южной Америки и Африки. Ближайший родственник африканской шпорцевой лягушки (*Xenopus*) (строго говоря, это не настоящая лягушка) – суринамская жаба (*Pipa*), вынашивающая на спине развивающиеся икринки. А вот южноамериканских парадоксальных жаб, у которых, как у живущих у нас чесночниц, головастики больше

взрослой особи, и эндемичных пустынных жаб Австралии связывает гораздо более отдаленное родство. Это понятно – Антарктида с Австралией уже отделились (но в Австралию уже успели проникнуть предки австралийских сумчатых, похожие на ныне живущих американских опоссумов).

В конце мела – начале палеоген-неогена расположение материков начинает приближаться к современному. Возникает Атлантический океан, пока еще не очень широкий (через него, видимо, на каких-то плавучих островках из Африки в Южную Америку перебираются примитивные обезьяны и древесные дикобразы). Начинает намечаться разрыв между Австралией и Антарктидой. Мадагаскар отрывается от Африки и становится заповедником древних форм. Индостан движется на север, чтобы в конце концов, столкнувшись с Азией, закрыть древнее море Тетис и породить Гималаи. Но Лавразия еще не разделилась окончательно, и обмен видами между Старым и Новым Светом продолжается.

Проанализируем несколько примеров сходства и различия населения отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом – в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга. Для фауны Северной Америки, так же как и для фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, россомахи, белые медведи, пищухи, летяги, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отделенными ныне континентами Евразии и Северной Америки – Берингия. Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Биогеографические методы дают возможность изучения как макроэволюционных процессов, так и процессов микроэволюции. В XX в. особенно возросло значение этих методов в изучении микроэволюции, что нашло свое выражение даже в возникновении специальных направлений динамической биогеографии (М. Удварди) и гено-(фено)географии (А.С. Серебровский).

Морфологические методы. Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) методов изучения эволюции основано на принципе: глубокое внутреннее сходство организмов может показать родство сравниваемых форм.

Гомология органов. Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными. Другими словами, это органы, имеющие глубокое сходство в строении, основанное на единстве происхождения соответствующих организмов.

Выявление характера сходства (гомология или аналогия) позволяет выяснить пути эволюционного развития, установить родство групп и, наконец, может показать направление действия естественного отбора.

Рудиментарные органы и атавизмы. Данных гомологии недостаточно для восстановления пути развития той или другой группы, при этом трудно определить, например, какая из сравниваемых гомологичных форм родоначальная.

В строении практически любого организма можно найти органы или структуры, сравнительно недоразвитые (лишенные каких-либо важных частей по сравнению с гомологичными структурами близких форм) и утратившие былое основное значение в процессе филогенеза; такие органы или структуры называются рудиментарными.

Много рудиментарных органов у человека. Это ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна.

Морфологические методы изучения эволюции основаны на принципе «чем ближе родство, тем больше сходство». Они практически всегда сочетаются в эволюционном исследовании с другими подходами и методами (палеонтологическим, биогеографическим, генетическим и т.д.).

Эмбриологические методы. Эмбриология располагает целым арсеналом методов изучения эволюционного процесса. Среди них главные: выявление зародышевого сходства и изучение рекапитуляции.

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они проходят также стадию однослойного «шара» – ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). Следующая стадия развития животных – обычно двухслойный мешок, или «шар»; этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечнополостных (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда (спинная струна); вероятно, у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь.

Методы систематики. Известно, что задача систематики – дисциплины, посвященной классификации организмов, – создание их естественной филогенетической системы. Поэтому выяснение систематического положения той или другой формы относительно других форм всегда связано с решением эволюционных проблем восстановления, генеалогии, путей эволюционного развития сравниваемых групп.

Вклад теоретической систематики в эволюционное учение огромен. Перечислим лишь некоторые направления мысли: принципы стратиграфии, корреляции и иерархии признаков (Ж. Кювье), понятия родословного древа и филогенеза (Э. Геккель), адаптивная и инадаптивная специализация (В.О. Ковалевский), иерархия внутривидовых групп (подвид – раса – племя, А.П. Семенов-Тянь-Шанский), концепция политипического вида (Э. Майр и др.), неравномерность темпов эволюции групп (Дж. Симпсон) и органов (О. Абель, Н.Н. Воронцов), уровни эволюции – грады и клады (Дж. Хаксли) и мн. др. Любое обстоятельное исследование систематики любой группы организмов в качестве основного результата имеет построение филогенетической системы – системы развития группы.

Микросистематика. Начиная с классических работ П.П. Семенова-Тянь-Шанского в случае хорошо изученных групп видов возникала возможность выявления их внутривидовой структуры – подвидов, рас и других группировок (микросистематика). Такое изучение имеет важное значение для понимания особенностей микроэволюции. Сейчас ясно, что в системе вида могут существовать сложные иерархические взаимоотношения популяций и их групп.

Морфологические методы позволяют выделять среди однородной группы признаков те, которые находятся под большим или меньшим давлением со стороны отбора, хотя в этом случае само адаптивное значение признака может быть вскрыто лишь дополнительными эколого-физиологическими исследованиями. Одной из трудностей в применении морфологических методов к изучению процесса микроэволюции является сложность разграничения действия современных эволюционных факторов от изменчивости, определяемой широкой нормой реакций. Так, получивший одно время широкое распространение в нашей стране метод морфофизиологических индикаторов (С.С. Шварц), позволяющий различать физиологическое состояние популяций животных и направления ее адаптивной перестройки, часто оказывался скомпрометированным тем обстоятельством, что за эволюционно значимые индикаторы принимались мимолетные, кратковременные и обратимые изменения.

Изучение микроэволюционного процесса с помощью морфологических методов является содержанием нового направления в современной морфологии – популяционной морфологии, дисциплины, тесно связанной с популяционной генетикой и экологией.

Экологические методы. Экология, изучая условия существования и взаимоотношения между живыми организмами, играет важную роль в познании процессов эволюции.

Весь эволюционный процесс является адаптиогенезом – процессом возникновения и развития адаптаций; экология вскрывает значение этих адаптаций.

Генетические методы изучения эволюции разнообразны. Это и прямое определение генетической совместимости сравниваемых форм (например, посредством гибридизации), и анализ цитогенетических особенностей организмов.

Методы молекулярной биологии. Уже Ч. Дарвин сделал успешные попытки использовать биохимические показатели для установления систематической принадлежности тех или иных форм. Однако только начиная с середины XX в. биохимические и молекулярно-биологические методы вышли, пожалуй, на передовые рубежи в изучении эволюционного процесса. По аналогии с изучением эволюции органов и онтогенеза в XIX – начале XX в. возникло целое направление изучения «молекулярной эволюции» (М. Кимура, В.А. Ратнер и др.).

Молекулярный филогенетический анализ сегодня стал одним из главнейших методов выяснения филогенетических взаимоотношений самых разных групп живых существ и помогает решать немало спорных вопросов макроэволюции.

Иммунологические методы. Биохимия располагает специальными методами исследования, позволяющими с большой степенью точности выяснить «кровное родство» разных групп. При сравнении белков крови используется способность организмов вырабатывать (в ответ на введение в кровь чужих белков) антитела, которые затем можно выделить из сыворотки крови и определить, при каком разведении эта сыворотка будет реагировать с другой, сравниваемой сывороткой (реакции преципитации).

Методы моделирования эволюции. В последние десятилетия появилась возможность моделировать эволюционный процесс. Конечно, сложность организации жизни такова, что пока невозможно надежное моделирование развития экосистемы или целой группы, но влияние отдельных эволюционных факторов на популяцию и вид в целом поддается моделированию.

На основании данных, полученных сравнительной физиологией, можно проследить эволюционное развитие тех или иных функций. Так, по обмену веществ грибы ближе стоят к животным, чем к растениям (А.Н. Белозерский), что служит еще одним основанием для выделения их в самостоятельное царство.

Значительный интерес для выяснения тонких особенностей протекания процесса эволюции представляет изучение поведения животных (этология), на что много внимания обращал Ч. Дарвин. У близких видов, недавно дивергировавших от общего предка, сохраняется (или рекапитулирует в процессе онтогенеза) множество общих мелких черт поведения (К. Лоренц, Н. Тинберген и др.). Некоторые характерные древние черты поведения у птиц и млекопитающих могут быть не менее важными показателями происхождения от общих предков, чем гомологичные органы или другие классические сравнительно-анатомические доказательства.

В некоторых случаях эффективным оказывается использование паразитологического метода изучения эволюции. Многочисленными исследованиями доказано, что эволюция паразитов и хозяев протекает сопряженно. Известно также, что в некоторых группах паразиты оказываются специфическими для видов, родов или семейств. Поэтому по присутствию определенных паразитов порой можно с большой точностью судить о филогенетических связях видов – хозяев этих паразитов.

Для анализа микроэволюции – процессов, текущих внутри вида на протяжении сравнительно коротких отрезков времени, применяют комплекс популяционных методов.

Для изучения микроэволюции характерно также проведение экспериментов (не только генетических, например гибридологического анализа, но и экологических, таких, как эксперименты по борьбе за существование, естественному отбору и пр.), а также расшифровка так называемых «природных экспериментов», постоянно возникающих в природе (возникновение и нарушение разного рода эволюционных барьеров между популяциями, вселение новых форм и т.д.).

Для анализа макроэволюции – процессов, текущих на протяжении десятков и сотен миллионов лет, – применяются не менее разнообразные методы. Среди них на одном из первых мест стоит комплекс палеонтологических методов: сбор материала и восстановление облика ископаемых форм, их экологии, биогеографии, анализ веществ биогенного происхождения, изучение микроскопических ископаемых организмов и т.д. Для анализа макроэволюции успешно используется изучение современных форм. Сравнительно-морфологические методы изучения эволюции служат для установления родства форм по степени сходства в их строении. Эмбриологический метод изучения эволюции основан на сравнении ранних этапов онтогенеза разных организмов; при этом иногда удается выявить предковые признаки, исчезающие на более поздних стадиях развития. Анализ белков и нуклеиновых кислот позволяет устанавливать сходство и различие разных организмов; эти и другие биохимические методы чаще всего применяются при молекулярно-биологическом подходе к изучению эволюционного процесса. Биогеографические методы позволяют восстанавливать историю распространения, расцвета и увядания разных групп в пространстве биосферы. Паразитологические методы, основанные на теснейшем эволюционном единстве паразитов со своими хозяевами, позволяют в ряде случаев по паразитофауне строить обоснованные предположения об эволюции отдельных видов, родов, семейств хозяев. Изучение тонких особенностей поведения животных – этологические методы – позволяют устанавливать родство между группами на основании гомологии генетически обусловленных элементов поведения. Физиологические методы изучения эволюции, основанные на сопоставлении особенностей обмена веществ и проявлении функциональных особенностей у разных организмов, также помогают воссоздавать пути происхождения тех или иных форм.

### **Контрольные вопросы**

- 10.1. Какие эволюционные процессы поддаются изучению методами популяционной биологии?
- 10.2. Можно ли с помощью методов молекулярной биологии изучать эволюционные процессы внутривидового масштаба?
- 10.3. Можно ли палеонтологическими методами изучать макроэволюцию? Приведите примеры.
- 10.4. Какими биогеографическими методами можно изучать процессы микроэволюции?
- 10.5. В чем принципиальное отличие рудиментов от атавизмов?
- 10.6. На каком принципе основано использование морфологических методов изучения эволюции?
- 10.7. Расскажите об эмбриологических методах изучения эволюционного процесса.
- 10.8. В чем суть генетических методов изучения эволюции?
- 10.9. Какие методы используют для анализа микроэволюции?
- 10.10. Эволюция жизни на Земле – неоспоримый факт. В чем же причины эволюции живого? Каковы движущие силы и закономерности этой эволюции?

### **Тесты для самоконтроля**

1. Сходство всех процессов жизнедеятельности у особей одного вида, прежде всего, сходство процессов размножения, относится к критерию:  
а) физиологическому

- б) генетическому
  - в) морфологическому
  - г) экологическому
2. Прямым доказательством эволюции являются:
- а) сравнительно-анатомические
  - б) палеонтологические
  - в) эмбриологические
  - г) биогеографические
3. Элементарная единица эволюции:
- а) отдельный вид
  - б) совокупность видов, объединенных родством
  - в) отдельная популяция какого-либо вида
  - г) отдельная особь
4. Микроэволюция приводит к
- а) изменениям генотипов отдельных особей и обособлению популяций
  - б) формированию родов, семейств, отрядов
  - в) изменению генофонда популяций и образованию новых видов
  - г) возникновению обособленных популяций и образованию географических подвидов и рас
5. По морфологическому критерию птицы отличаются от других хордовых:
- а) хромосомным набором
  - б) перьевым покровом
  - в) способностью к полету
  - г) интенсивным обменом веществ

### Краткий словарь

**Аббревиация** (ит. аббревиатура, от лат. бревис – краткий) – потеря видом в ходе его эволюции или особью в процессе онтогенеза признаков либо фаз развития, имевшихся у предков.

**Абиогенез** 1) возникновение живого из неживого в процессе эволюции; в настоящее время абиогенез невозможен из-за отсутствия физико-химических предпосылок и неминуемого уничтожения возникающих форм современными живыми организмами; 2) образование органических соединений, характерных для живой природы, вне организмов и без участия ферментов, в результате химических реакций между неорганическими веществами (в обычных условиях или экстремальных ситуациях, напр. В жерлах вулканов и т.п.); в ходе такого взаимодействия могут возникать сложные органические соединения, порой очень токсичные; 3) явление «непосредственного создания живого организма из мертвой, косной материи... (принцип Реди). В истории Земли никогда не наблюдалось».

**Абиосфера** – слои литосферы, не испытывающие и ранее никогда не подвергавшиеся какому бы ни было влиянию живых организмов или биогенных веществ.

**Австралопитек** (лат. аустралис – южный + гр. питекос – обезьяна) – прямоходящая, т.е. передвигавшаяся на двух ногах, ископаемая человекообразная обезьяна – дальний предок или форма, близкая к предкам эволюционирующей линии, ведущей к современному человеку. Остатки А. найдены в Юж., Вост. И Центр. Африке. Древность остатков А. около 2,6, возможно, до 3,5 млн. лет.

**Автогамия** (гр. ауто – сам + гр. гамос – брак): 1) самоопыление и самооплодотворение у цветковых растений, напр. у пшеницы ячменя; 2) самооплодотворение – слияние 2 ядер, находящихся в одной клетке – у некоторых одноклеточных организмов, напр. у ряда видов амёб, диатомовых водорослей и др.

**Автогенез** – общее название идеалистических концепций, которые исходят из того, что эволюция живой природы независима от внеш. Условий и направляется и регулируется некими внутренними нематериальными факторами. А. близок к витализму.

**Автополиплоидия** – наследственное изменение, заключающееся в спонтанно возникающем кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках растений (реже – животных) одного и того же вида. Многие растения-гиганты – А. Особенно характерны для Сахалина, Камчатки некоторых р-нов Сибири.

**Автостерильность** (гр. аутоc – сам + лат. Стерилис – бесплодный) – неспособность пыльцы некоторых растений прорасти на рыльце пестика того же цветка. Характерна для ржи, свеклы и многих других растений.

**Автофертильность** (гр. аутоc – сам + лат. фертилис – плодородный): 1) способность растений давать нормальные семена при самоопылении; 2) способность пыльцы некоторых растений прорасти на рыльце пестика того же цветка.

**Автохтон, Аутохтон** – организмы любых систематических групп и рангов, возникшие и первоначально эволюционирующие в данном месте.

**Агамия** – отсутствие пола. Агамными видами называются виды низших растений и животных, размножающихся без оплодотворения.

**Агглютинация** (лат. агглютинаре – приклеивать): 1) склеивание и выпадение в осадок из однородной взвеси бактерий, эритроцитов и др. клеток. Происходит взаимодействия антител с антигенами. Реакцию А. применяют для выявления соотв. антител в иммунной сыворотке, определения групп крови и идентификации микроорганизмов; 2) свертывание белка в живой клетке, наступающее при воздействии высоких темп-р, ядовитых веществ и др. подобных агентов.

**Агглютинины** – вещества, образующиеся в сыворотке крови, под действием которых происходит свертывание белков, склеивание микробов, кровяных телец.

**Адаптация** (позднелат. адаптацио – приспособление) – комплекс морфофизиологических и поведенческих особенностей особи, популяции или вида, обеспечивающие успех в конкуренции с

другими видами, популяциями и особями и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды.

**Актуализм** (лат. актуалис – действительный, настоящий) – совокупность взглядов на изменение земной коры и всей природы не в результате глобальных катастроф и повторных актов божественного творения (см. Теория катастроф), а под действием естественных причин, существующих и в настоящее время (климат, вулканизм, землетрясения, процессы эрозии, осадконакопление, жизнедеятельность организмов и т.п.). Принцип А. был развит в трудах английского геолога Ч. Лайеля (1797 – 1875), в «Основах геологии» (1831 -1833) и оказал большое действие на формирование взглядов Ч. Дарвина (формирование дарвинизма).

**Аллель** (аллеломорфа, аллельный ген) – различные формы одного и того же гена, расположенные в одинаковых участках (локусах) гомологичных (парных) хромосом.

**Аллопатрия** (аллопатричность): 1) способ формообразования в процессе эволюции, при котором новые формы организмов ведут начало от родственных групп с неперекрывающимися (изолированными) ареалами; 2) пространственная взаимозаменяемость – смена близких форм живого, занимающих сходные экологические ниши.

**Аллохоры** (гр. аллос – другой + хорео – иду, распространяюсь) – растения и грибы, распространяемые посредством внешних факторов: ветра (анемохория), воды (гидрохория – для наземных растений, гидатохория – для растений водной среды), животных (зоохория) или человека (антропохория).

**Анаболия** (гр. анаболе – подъем): 1) эволюционные преобразования органов животных посредством добавления новых стадий развития в конце периода формообразования (эмбрионального развития).

**Аналогия** – сходство органов или их частей, разных по происхождению, но одинаковых по функции.

**Антитело** – сложный белок – иммуноглобулин плазмы крови человека и теплокровных животных, синтезируемый клетками лимфоидной ткани под воздействием различных антигенов.

**Антропоген** – последний из геологических периодов (часть кайнозоя от возникновения рода Человек до совр.) продолжительностью в 2,0 -2,5 по др. данным – от 1 до 3,5 млн. лет, в течение которого наблюдалось возрастающее воздействие человека на природу.

**Антропогенез:** 1) процесс историко-эволюционного формирования физического типа человека первоначального развития его трудовой деятельности, речи, а также сложения общества; 2) раздел антропологии – учение о происхождении человека.

**Антропология** – междисциплинарная дисциплина, исследующая происхождение и эволюцию человека как особого социобиологического вида, образование человеческих рас, нормальные вариации физического строения человека внутри этих рас, в т.ч. в связи с особенностями окружающей людей среды.

**Ареал вида** – область географического распространения особей рассматриваемого вида вне зависимости от степени постоянства их обитания

**Артефакт** (лат. арте – искусственно + фактус – сделанный) – образование (структура) или процесс, возникающий иногда при исследовании биологического объекта вследствие воздействия

на него самих условий исследования и в норме не свойственный изучаемому объекту.

**Архантроп** – древнейший представитель рода Человек – предок палеантропов.

**Атавизм** – появление у некоторых особей данного вида признаков, существовавших у отдаленных предков, но затем утраченных в процессе эволюции.

**Борьба за существование** – метафоричное понятие, включающее все внутривидовые и межвидовые взаимоотношения, а также отношения организмов с абиотическими факторами.

**Вейсманнизм** (по фамилии немецкого зоолога и эволюциониста А. Вейсмана (1834 – 1914) – теоретическая концепция наследств. и эволюции живой природы, основанная на гипотезах, предвосхищавших современного представления о дискретности носителей наследственной информации и их связи с хромосомами.

**Вид** – качественно обособленная форма живого, результат микроэволюции. У перекрестно-оплодотворяющихся организмов В. – это совокупность популяций особей, способных в природных условиях в скрещиванию с образованием плодового потомства, но, как правило, не

скрещивающихся в этих условиях с особями других видов (или при скрещивании не дающих полноценного потомства), занимающих общий сплошной или частично разорванный ареал.

**Видообразование** – процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени.

**Волны численности** (жизни, популяционные) – присущие всем видам периодические и непериодические изменения численности особей в популяциях, возникающие в результате влияния абиотических и биотических факторов, воздействующих на популяцию, ведущие к изменению интенсивности естественного отбора и переменам в генетической структуре популяций.

**Вымирание:** 1) постепенно-закономерный или внезапно возникающий эволюционный процесс, характеризуемый замедленным размножением и повышенной смертностью. Ведет к сокращению численности, а затем и полному исчезновению особей к.-л. систематической группы (исчезли тип археоциат, классы трилобитов, стегоцефалов, ихтиозавров и т.п.)

**Генокопия** – возникновение внешне сходных фенотипических признаков под воздействием генов, расположенных в различных участках хромосомы или в различных хромосомах.

**Гиперморфоз** – чрезмерное увеличение организма или его отдельных органов в связи с нарушением в эволюционном развитии баланса со средой из-за слишком быстрого ее изменения (напр., гигантские мезозойские рептилии огромные клыки у саблезубого тигра и т. д.).

**Гомология:** 1) сходство органов или их частей одинакового происхождения, т. е. развивающихся из эволюционно одинаковых исходных зачатков, но могущих выполнять различные функции, напр. конечности млекопитающих – руки человека, ласты морских млекопитающих, крылья летучих мышей; 2) практическая идентичность 2 хромосом, образующихся в процессе их редупликации в профазе митоза; 3) идентичность структуры 2 (у диплоидных организмов) или большего числа (у автополиплоидов) хромосом.

**Градуализм** – в эволюционной теории представление о постепенности процессов эволюционного развития.

**Дарвинизм** – теория эволюции органического мира, рассматривающая процессы и закономерности его исторического развития.

**Дем** – небольшая (до неск. десятков экз.), относительно изолированная от других внутривидовых группировка позвоночных животных, существующая в течение жизни 1 – 2 поколений, а затем объединяющаяся с другими подобными группировками. Обычно это – «большая семья», группа родственных особей.

**Закон биогенетический** – онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза (в закономерно измененном и сокращенном виде) в ходе которого индивидуальное развитие служит

источником новых направлений эволюции, а она отражается на онтогенезе.

**Закон естественно-исторический** – внутренняя устойчивая связь явлений природы, обуславливающая их существование и развитие.

**Закон зародышевого сходства** – на ранних стадиях индивидуального развития организмы сходны с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм (напр., зародыш человека похож на зародыш рыб, амфибий и т. д.)

**Закон Ковалевского** – в процессе эволюции пальцы конечности парнопалых копытных подвергаются редукции -1, а конечность упрощается.

**Закон корреляции частей организма, или соотношения органов (Ж. Кювье)** – организм представляет собой целостную систему, каждый орган (часть) которой соответствует другим органам по строению (соподчинение органов) и функциям (соподчинение функций). Напр., рога и копыта не могут быть у хищников, а хищные зубы у копытных.

**Закон необратимости эволюции Л. Долло** – организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков, даже вернувшись в среду их обитания. Так, вторично приспособившиеся к жизни в воде, ихтиозавры и китообразные сохранили все черты пресмыкающихся и млекопитающих, приобретая лишь внешнее, а не функциональное сходство со своими предками – рыбами.

**Закон А.Н. Северцова, закон смены фаз (направлений) эволюции** – в истории монофилетической группы организмов за периодом крупных эволюционных перестроек – ароморфоза (ароморфоза-2) всегда наступает период частных приспособлений – аллогенеза (алломорфоза), катагенеза, гипергенеза и т. д. Освоение новой среды или крупные морфологические преобразования всегда ведут к вспышке видообразования.

**Законы Бэра** – обобщение закономерностей зародышевой организации и эмбрионального развития различных классов позвоночных животных: общее образуется в зародыше раньше, чем специальное; из более общего образуется менее общее, пока не возникнет специальное.

**Идиоадаптация** (гр. идиос – своеобразный + лат. адаптацио – прилаживание, приурочивание) – совершенствование организмов путем частных изменений в строении и функциях органов, приспособление к особым условиям существования без повышения уровня организации в целом (в противоположность ароморфозу).

**Изменчивость:** 1) разнообразие генотипов и фенотипов (всех признаков и свойств) у особей и их групп любой степени родства (обычно подразумевается – внутри популяции и вида); 2) способность организмов реагировать на воздействия факторов среды морфофизиологическими изменениями; 3) характеристика степени изменения организмов какой-либо систематической группы в ходе эволюции.

**Креационизм** (лат. креацио (креационис) – созидание) – идеалистическое учение в биологии, утверждающее, что возникновение мира, Земли, жизни, человека – результат божественного творения, и отрицающее эволюционное изменение видов.

**Ламаркизм** – учение, первая в истории биологии целостная концепция Ж.Б. Ламарка (1744 – 1829) об эволюции живой природы. Согласно ей, организация видов живого постоянно усложняется в результате прямых воздействий внешней среды и некоего внутреннего стремления всех организмов к совершенствованию, заложенному Творцом.

**Макроэволюция** – эволюционные преобразования, происходящие на надвидовом уровне и обуславливающие формирование все более крупных таксонов (от родов до типов и царств природы).

**Мезолит** – переходный период в развитии современного человечества от древнего каменного века (палеолита) к новому каменному веку (неолиту) – 12 – 5 тыс. лет назад (в Европе 10 – 7, на ее сев. 6 – 5, на Ближнем Вост. – 12 – 9 тыс. лет назад). В М. появился лук со стрелами, была приручена собака.

**Меланизм** – явление темной окраски животных, зависящей от наличия в их покровах черных и темно-коричневых пигментов (меланинов). Индустриальный меланизм – возникновение темных форм бабочек (более 70 видов) в результате их естественного отбора в загрязненных копотью местообитаниях.

**Микроэволюция** – эволюционные преобразования внутри вида на уровне популяций и демов, ведущие к внутривидовой дивергенции и видообразованию. Масштаб времени микроэволюции – сотни, 21 чаще тыс. лет.

**Мимикрия:** 1) сходство вида животного по цвету (покровительственная окраска) и (или) по форме с другим видом животного, растением или его органом.

**Модификация** – ненаследственное изменение признаков организма, возникающее под воздействием изменившихся условий окружающей его среды (температуры, влажности и т. п.).

**Морфогенез** – процесс развития структур организма в онтогенезе и филогенезе.

**Морфоз** – ненаследственное изменение организма, вызываемое факторами внешней среды (а отчасти и внутренними воздействиями). М. возникают в результате нарушения действия генов, т. е. неполной и аномальной реализации генетич. программы развития и функционирования организма.

**Мутационизм** – рассмотрение эволюции как скачкообразного процесса, происходящего якобы лишь в результате крупных наследственных изменений.

**Направленность эволюции** – причинно-следственная цепь, ведущая кратчайшим закономерным путем к изменению живого от простого к сложному, от мало приспособленного к более приспособленному и отсекающая («запрещающая») развитие в большинстве других направлений.

**Наследственность** – свойство организмов повторять в ряду поколений сходные признаки и свойства.

**Неандерталец** – представитель рода Человек. Впервые ископаемые остатки найдены в долине реки Неандерталь, вблизи г. Дюссельдорфа в 1856 г.

**Неодарвинизм:** 1) см. Вейсманизм; 2) новейшие эволюционные концепции, основанные на признании естественного отбора единственным направленным фактором эволюции.

**Неоламаркизм** – совокупность разнородных направлений в эволюционном учении, возникших во второй половине XIX в. и развивающих отдельные положения ламаркизма.

**Неолит** – новый каменный век – последняя в развитии современного человечества эпоха каменного века (10 – 5 тыс. лет назад, иногда до нашего времени).

**Неотения** (гр. неос – незрелый, юный + гр. теино – растягиваю, удлиняю) – способность организмов размножаться на ранних стадиях развития (напр., в личиночном состоянии).

**Номогенез** – теория, согласно которой эволюция организмов осуществляется не на основе естественного отбора. А на базе внутренних закономерностей в частности на изначально присущей всему живому целесообразности реакций на внешние воздействия. Эти закономерности

целенаправленны в сторону усложнения морфофизиологической организации живой природы.

**Отбор естественный** – процесс дифференцированного (неслучайного, избирательного) выживания и воспроизведения организмов в ходе эволюции.

**Отбор искусственный** – сознательный и бессознательный отбор особей с нужными человеку признаками для последующего разведения.

**Палеолит** – древнейший период каменного века, культурно-технического развития современного

Человека и его предков (с момента первого изготовления каменных орудий – от 2,5 – 3,0 млн. лет

до 10 – 12 тыс. лет назад). Каменные орудия человек изготавливал посредством скалывания и обивки камня, широко использовал деревянные, костные изделия, занимался охотой и собирательством.

**Параллелизм** – независимое приобретение организмами в ходе эволюции сходных черт строения на базе особенностей (генома) унаследованных от общих предков.

**Подвид** – географич., реже экологич. обособленная часть вида (группа популяций), особи в которой под влиянием факторов среды эволюционно приобрели устойчивые особенности (или хотя бы один ясно различимый признак), отличающие ее от других частей того же вида.

**Полиморфизм** – наличие в составе одного вида нескольких четко морфологически отличающихся форм.

**Популяция** – совокупность особей одного вида, имеющих общий генофонд и населяющих определенное пространство с относительно однородными условиями обитания. Внутри популяции

практически осуществляется та или иная степень панмиксии.

**Потенциал биотический**: 1) наследственно обусловленная степень сопротивляемости вида неблагоприятным факторам среды; 2) потенциальная способность живых организмов увеличивать численность в геометрической прогрессии (потенциал размножения).

**Приплод** – одновременно родившиеся особи от определенной совокупности родителей (принадлежащие к одному или нескольким поколениям)

**Прогресс биологический** – эволюционное развитие систематической группы; характеризуется следующими чертами: увеличением числа входящих в нее видов, подвидов и других таксонов, расширением ареала, повышением численности особей и т. д.

**Радиация адаптивная**: 1) общее понятие – развитие в процессе эволюции различных видов из одного вида в различающихся условиях существования; 2) возникновение в пределах определенной систематической группы (обычно на уровне сем. и выше) форм, приспособленных к

разнообразным условиям существования.

**Регресс биологический**: 1) эволюционный упадок, упрощение систематической группы – снижение числа входящих в нее таксонов, сужение ареала, уменьшение числа особей и т. п.

**Рекапитуляция** – повторение в ходе индивидуального развития организма (онтогенеза) характерных признаков взрослых стадий отделенных предков.

**Рудимент** – недоразвитые органы, ткани и признаки, имевшиеся у эволюционных предков вида в развитой форме, но утратившие значение в процессе исторического развития (филогенеза).

**Сальтационизм** – в эволюционной теории представление о скачкообразном ходе эволюции. **Самозарождение** – то же, что абиогенез-3; представление о возможности непосредственного рождения живого из неорганических веществ или даже мертвой органики (навоза, гниющего мяса, грязи и т. д.). Идея С. широко распространилась в средневековье и была орудием борьбы с религией, считавшей порождение живого отдельным актом Творца.

**Симпатрия** (виды симпатрические): 1) способ эволюционного формообразования, при котором новые формы происходят от родственных групп с сильно перекрывающимися или совпадающими ареалами, т. е. без географической изоляции; 2) явление полного или частичного совпадения ареалов видов.

**Скорость (темпы) эволюции** – быстрота формообразования и вымирания систематических групп, изменения структуры генов (ДНК, РНК) и белков, строения органов, ведущих к возникновению новых видов и их групп. С. (т.) э. зависит от многих причин, в т. ч. от скорости изменения среды жизни, быстроты смены поколений, генетических возможностей организмов.

**Смена функций** – приобретение в ходе эволюции одной из второстепенных ролей органа главного значения.

**Стация** – часть местообитания вида, которая характеризуется особыми экологическими условиями, необходимыми для существования данного вида, и используется либо в ограниченное время (сезонно, часть суток), либо для ограниченных целей (для питания, размножения, переживания неблагоприятных ситуаций и др.): сезонная стация, стация переживания, стация размножения и т. д. Каждый вид имеет специфический набор стаций.

**Субституция** (лат. субституцио – подстановка) – замещение (биологич. равноценное) одного исчезнувшего в ходе эволюции органа другим.

**Теория катастроф** – объяснение исторического (по геол. периодам) смен форм живых организмов глобальными катастрофами и следующими за ними актами нового «божественного творения».

**Трансформизм** – представление об изменении и превращении форм организмов, происхождении одних из них – более исторически поздних – от их предшественников.

**Фен** (гр. фαινο – являю, обнаруживаю) – дискретный или альтернативный наследственно обусловленный признак.

**Фенетика** – раздел биологии (генетики), исследующий фены. Географическое распределение фенов исследует феногеография.

**Фенотип** – совокупность всех внутренних и внешних признаков и свойств особи, сформировавшихся на базе генотипа в процессе ее индивидуального развития (онтогенеза); служит одним из вариантов нормы реакции организма на действие внешних условий.

**Филлокладий** – уплощенный побег, обычно с редуцированными листьями, выполняющий функцию листа.

**Филогенез** – историческое развитие организмов, эволюция органического мира, различающихся систематически групп, отдельных органов и их систем.

**Филэмбриогенез** – эволюционное преобразование организмов в результате изменений хода развития и структур ранних (зародышевых, эмбриональных) стадий онтогенеза их предков, приводящих к появлению новых устойчивых признаков у взрослых организмов.

**Форма жизненная животных** – группа особей, состоящая из различных видов, иногда далеких по родству, но имеющих сходные эколого-морфологические и поведенческие признаки приспособления для обитания в однотипной среде.

**Ценогенез:** появление у зародыша вторичных признаков (т. е. приобретенных в эволюционном ряду поколений в результате приспособления зародышевых фаз к условиям эмбрионального или личиночного развития), несвойственных взрослым предкам.

**Центр происхождения** – территория, в пределах которой формировался вид или другая систематическая категория перед их более широким распространением.

**Центр распространения** – место, откуда распространился вид или другая систематическая категория, вне зависимости от того, произошли они в его пределах или их первоначальный центр происхождения лежит в другом географическом регионе.

**Цефализация:** 1) эволюционный процесс формирования головного отдела билатерально-симметричных животных путем соединения воедино части туловищных сегментов. При этом в его

состав входят органы, расположенные у предковых форм в других частях тела.

**Эволюция** (лат. эволюцио – развертывание) – необратимое и направленное историческое развитие живой природы.

**Экотип:** 1) объединение жизненных форм; 2) группа биотипов-1, характеризующихся определенной комбинацией аллелей.

**Эктогенез** – рассмотрение исторического развития живой природы как процесса прямого приспособления организмов к среде обитания и простого суммирования изменений, приобретаемых организмами под воздействием факторов среды.

**Эпигенез** – теория, согласно которой в процессе зародышевого развития происходит постепенное и последовательное новообразование органов и частей зародыша из бесструктурной массы оплодотворенного яйца, а не из готовых зачатков.