

# 1. ПРЕДМЕТ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ГЕНЕТИКИ. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ НАУКИ

---

- 1.1. Предмет и объекты генетики.
- 1.2. Методы и задачи генетики.
- 1.3. История науки о наследственности.
- 1.4. Г. Мендель – основатель теории наследственности.
- 1.5. Предпосылки возникновения генетики как науки.
- 1.6. Этапы развития генетики.

## 1.1. ПРЕДМЕТ И ОБЪЕКТЫ ГЕНЕТИКИ

Впервые термин «генетика» был введен У. Бэтсоном в 1906 г. Слово «генетика» происходит от греческого слова «*genesis*», что означает «происхождение».

Генетика изучает два неразрывных свойства живых организмов: наследственность и изменчивость, а также методы управления ими. Поэтому именно наследственность и изменчивость являются предметом генетики. Законы генетики применимы ко всем без исключения организмам, а ее методы широко используются различными биологическими науками: биохимией, зоологией, ботаникой, микробиологией, вирусологией, иммунологией, физиологией, экологией и т. д.

**Наследственность** – это свойство живых организмов передавать свои признаки и особенности развития в неизменном виде следующему поколению. Каждый вид растения и животного сохраняет в процессе размножения характерные для него черты: курица выводит цыплят, свинья рождает поросят, пшеница дает пшеницу и т. д. Некоторые виды сохраняются в течение сотен миллионов лет в относительно постоянном виде. Например, современный опоссум практически ничем не отличается от опоссума раннего мелового периода. Наличие семейств, родов, видов и других таксономических единиц обусловлено явлением наследственности.

Наследственность неразрывно связана с процессом размножения, а размножение с делением клетки и воспроизведением ее структур и функций.

Наследственность обеспечивает организму не только передачу признаков потомству, но и точное сохранение характерного для данного организма типа развития, т. е. проявление в ходе онтогенеза запрограммированных признаков и особенностей организма, сохранение постоянного типа обмена веществ.

Образование потомства при половом размножении происходит в результате слияния мужской и женской гамет, этот процесс является «мостиком», который обеспечивает материальную непрерывность между поколениями. Каждый организм получает от своих родителей наследственные задатки – гены, поэтому дети похожи на своих родителей. При бесполом размножении преемственность обеспечивается соматическими клетками (например, частью тела животного или растения либо спорами у грибов).

Поскольку материальной единицей наследственности является ген (дискретная величина), определяющий элементарный признак, то и наследственность носит прерывистый характер. Если гены принадлежат хромосомам и передаются вместе с ними потомкам, говорят о ядерной наследственности, если же гены входят в состав некоторых клеточных органелл, например, хлоропластов, митохондрий или плазмид, говорят о неядерной наследственности.

Термин «наследственность» отличается по смыслу от термина наследование. «Наследование» обозначает процесс передачи какого-то конкретного признака от родителей потомству. Например, наследование цвета глаз, формы ушей, цвета кожи и т. д. Наряду с явлением наследственности в предмет исследования генетики входит изучение изменчивости.

**Изменчивость** – это разнообразие в проявлении признаков. Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков в процессе их передачи потомству и последующего развития организма. Самым ярким примером изменчивости является разнообразие признаков у человека. Варьирует в потомстве все – морфологические признаки, физиологические, обмен веществ, психика, иммунитет и т. д. Вместе с тем каждый из нас хорошо знает, какие признаки он взял от матери и отца, чем похож на бабушку и дедушку, братьев и сестер.

Существует несколько типов изменчивости: наследственная, ненаследственная и онтогенетическая.

**Наследственная изменчивость** (или генотипическая) обусловлена наследственно закрепленным изменением одного или нескольких генов. В основе наследственной изменчивости лежит либо возникновение мутаций (мутационная изменчивость), либо перекомбинация генетического материала в процессе мейоза (комбинативная изменчивость).

В результате мутации может изменяться структура конкретного гена (генная мутация), строение хромосом (хромосомные мутации или перестройки), а также целых геномов (геномные мутации), что выражается в появлении в потомстве нового признака или признаков. Помимо

мутаций в основе наследственной изменчивости лежит явление перекombинации генов (кроссинговер) или хромосом (в ходе метафазы – анафазы мейоза I), что приводит к новому сочетанию генов (или хромосом) в гаметах и, следовательно, иной их генетической конституции. После слияния гамет в результате оплодотворения в потомстве появляются новые сочетания (комбинации) признаков. Такой тип изменчивости называется комбинативным. Например, при скрещивании белых и черных кроликов в потомстве появляются голубые кролики и т. п.

**Ненаследственная изменчивость** (или модификационная) отражает изменение признака под влиянием определенных факторов внешней среды. Гены при этом остаются в неизменном виде, и поэтому модифицированный признак потомству не передается. Например, человек загорел, однако коричневый цвет кожи не передается потомству.

**Онтогенетическая изменчивость** отражает появление новых признаков в ходе индивидуального развития организма. Причиной онтогенетической изменчивости является функционирование различных наборов генов в ходе онтогенеза. Гены начинают «работать» и «выключаются» в определенном порядке, согласно той программе развития, которая характерна для данного вида. Результатом этого процесса является появление (или, наоборот, исчезновение) определенных признаков, в том числе, морфологических. Например, у младенца и взрослого человека внешний вид, организация психики имеют значительные различия. Типичными примерами онтогенетической изменчивости являются также морфологические изменения у земноводных, насекомых и др.

Наследственность и изменчивость по сути дела противоположные явления, но они неразрывно связаны между собой и обеспечивают преемственность признаков в поколениях, с одной стороны, а с другой – их разнообразие.

Объектами генетики являются все живые организмы: человек, животные, растения, грибы, дрожжи, бактерии, а также вирусы. В зависимости от объекта различают: генетику человека, генетику животных и растений, генетику микроорганизмов, генетику вирусов и др.

## **1.2. МЕТОДЫ И ЗАДАЧИ ГЕНЕТИКИ**

Основным методом генетики является генетический анализ, основателем которого является известный отечественный ученый А. С. Серебровский (1892–1948), автор книги «Генетический анализ» (издана только в 1970 г.), которая не потеряла актуальности и сегодня.

**Генетический анализ** – комплекс методов исследования генотипа и фенотипа. Генотип – совокупность генов, а фенотип – совокупность

признаков конкретного организма. Особенностью генетического анализа является то, что изучение генов осуществляется через контролируемые ими признаки. В связи с этим предметом генетического анализа является фенотип организма и его отдельные признаки.

Признаком в генетике называют любое свойство, особенность, по которым организмы могут отличаться друг от друга. Это могут быть морфологические, биохимические, физиологические, анатомические и другие отличия.

Подобно тому, как генотип можно разложить на элементарные наследственные единицы – гены, фенотип особи можно представить как совокупность элементарных единиц – фенов. Каждый фен контролируется одним конкретным геном. Фен – есть простой элементарный признак. Сложный признак контролируется несколькими генами, представляя собой сочетание фенов или фенотип.

Изучение элементарных признаков (фенов) позволяет выявить связь между геном и контролируемым им признаком, то есть изучить функцию гена.

Анализ сложных признаков проливает свет на механизмы взаимодействия генов, которые приводят к проявлению того или иного фенотипа.

**Задачами генетического анализа** являются: изучение характера наследования отдельных признаков (ядерное или неядерное наследование), идентификация гена (установление его функции), изучение его взаимодействия с другими генами, определение его локализации на конкретной хромосоме, а также местоположения в пределах группы сцепления, изучение генотипа изучаемого организма. Кроме того, в задачу генетического анализа входит выяснение структуры и функции гена, его молекулярной организации.

**Методы генетического анализа.** Генетический анализ – это комплексный генетический метод, включающий следующие частные методы: гибридологический, мутационный, цитологический и т. д. В последнее время генетический анализ пополнился рядом новых современных методов: гибридизацией соматических клеток, молекулярно-генетическими методами, а также методами смежных наук: биохимии, иммунологии, зоологии, ботаники, микробиологии, вирусологии, физиологии, а также химии и физики.

*Гибридологический метод* является основным. Он заключается в создании системы скрещивания двух организмов с последующим учетом характера наследования признаков в потомстве. Гибридологический анализ может производиться только при наличии определенных

различий между родителями. Для того чтобы увеличить разнообразие признаков у родительских форм получают дополнительные мутации. Характер наследования признаков анализируется с помощью математического метода. Основоположником гибридологического метода является Грегор Иоганн Мендель (1822 – 1884), который сформулировал основные его положения:

- скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду;
- организмы должны четко различаться по отдельным признакам;
- анализируемые признаки должны быть наследственно закрепленными;
- необходим количественный учет всех типов расщеплений в потомстве.

*Мутационный метод* используется для направленной индукции мутаций с целью, как указывалось выше, создания различий между родителями при гибридологическом анализе, а также в биохимической генетике для выяснения функции гена.

*Цитологический метод* используется для изучения строения генетического аппарата клетки, поведения хромосом в процессе деления (митоза и мейоза), при слиянии гамет, а также для идентификации хромосомных и геномных мутаций.

Кроме того, в генетический анализ входит *математический метод*, который позволяет проводить математический и статистический анализ результатов скрещивания.

*Популяционный метод* позволяет изучать генетические процессы, происходящие на уровне популяций.

Большой вклад в развитие и совершенствование генетического анализа внес метод *гибридизации соматических клеток in vitro*. По сравнению с классическим гибридологическим анализом преимуществом этого метода является то, что он позволил начать эффективное картирование генов человека, устранил барьер нескрещиваемости некоторых организмов, а также значительно сократил время проведения анализа.

В настоящее время генетический анализ выходит на новый современный уровень, благодаря развитию таких методов, как молекулярная гибридизация (дот-, блот-, слот-гибридизация, гибридизация *in situ*), рестрикционный анализ, фингерпринт и футпринт, клонирование генов (включая позиционное и функциональное), метод «прогулки по хромосоме», ПЦР, секвенирование и др. Использование этих методов в генетическом анализе значительно увеличило его разрешающую способность, позволило выйти на молекулярный уровень изучения организации генов и геномов у различных организмов, разработать новые ДНК-

технологии для решения ряда теоретических и прикладных задач современной генетики.

**Задачи генетики.** Генетика решает ряд фундаментальных и прикладных задач. Она ставит своей целью познание закономерностей наследственности и изменчивости, а также изыскание путей практического использования этих закономерностей.

Решение этих задач осуществляется на разных уровнях организации живой материи:

молекулярном	}	молекулярно-генетический подход
хромосомном		
клеточном	}	классический подход.
организменном		
популяционном		

### 1.3. ИСТОРИЯ НАУКИ О НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Несмотря на то, что генетика является сравнительно молодой наукой (датой ее возникновения считается 1900 г.), она имеет многовековую предысторию.



**Теория наследственности в древности.** Истоки первых представлений о наследственности следует искать в практике. Первое неосознанное использование принципов наследственности человеком началось примерно 10–12 тыс. лет тому назад и выразилось оно в попытках одомашнивания животных и растений. Особенно бурно этот процесс происходил на Среднем Востоке (территория нынешней Турции, Ирака, Ирана, Сирии, Иордании и Израиля). Первыми одомашненными растениями были пшеница, ячмень, горох и чечевица, а животными – собаки, козы и овцы. Около 4 тыс. лет тому назад жители Ассирии и Вавилона уже имели несколько сотен вариантов финиковой пальмы, различающихся по размеру плодов, цвету, вкусу и времени созревания. В Ассирии 2880 лет тому назад в сельском хозяйстве уже использовали искусственное опыление финиковых пальм. В этот же период времени происходило одомашнивание животных в Азии, Африке и Америке. Отбирая и скрещивая лучших потомков, человек из поколения в поколение создавал родственные группы – линии, а затем породы и сорта с характерными для них наследственными признаками.

**История развития представлений о наследственности у животных.** Первые письменные упоминания о наследственности содержатся в трудах античной эпохи. Древние греки были приверженцами «теории прямого наследования» и считали, что семя (женское и мужское) происходит из различных частей тела, например, головного мозга (Алкмеон, 6–5 в. до н. э.), спинного мозга (Гиппон, V в. до н. э.), либо образуется путем сбора из всего организма (Анаксагор, V в. до н. э.). Поэтому Анаксагор считается ос-

новоположником перформизма (см. ниже). Этой же точки зрения придерживался Демокрит (V–IV в. до н. э.).

В трудах Гиппократ (IV в. до н.э.) образование семени связывается с “влагами” человека (слизью, кровью, желчью и водой). Интересными были взгляды Аристотеля (384–322 г. до н. э.). Он считал, что семя у человека образуется из крови, причем только у мужчин. Оно содержит «душу», которая при оплодотворении вносится в женский организм (женскую «материю»), после чего женское начало образует зародыш. Однако наиболее правильный путь объяснения происхождения семени выбрал греческий врач Гален (около 130–200 г. н. э.). Этот ученый окончательно признал женские яичники в качестве органов, образующих женское семя. Образование мужского семени он связывал с семенниками, хотя и придерживался взгляда, что первоначально оно все же образуется из крови.

Относительно пола рождающихся детей также существовали многочисленные теории, наиболее популярной из которых была теория, согласно которой мальчики развиваются в правой части матки, а девочки – в левой. Подобные представления о возникновении семени и о поле ребенка просуществовали 23 века до Нового времени.

Во времена Ч. Дарвина «теория прямого наследования» получила свое развитие в виде теории пангенезиса. Приложив немало усилий для изучения явлений наследственности и изменчивости, в 1863 г. Ч. Дарвин опубликовал работу, в которой роль наследственных факторов отводилась особым геммулам, которые рассеяны по всему организму, и, попадая в репродуктивные органы, передаются потомству половым путем (рис. 1).

Парадокс заключается в том, что к этому времени в 1866 г. уже вышла работа Г. Менделя («Опыты над растительными гибридами»), в которой были сформулированы законы непрямого наследования, позже ставшие основой всей генетики.

В XVII–XVIII вв. популярной была также теория перформизма, согласно которой внутри яйцеклетки или сперматозоида существует зародыш (гомункулюс). Причем одни ученые считали, что гомункулюс находится только в яйце (овисты), а другие – только в сперматозоиде (анималькулисты) (рис. 2).

Считалось, что признаки потомству передаются только от одного из родителей – от матери или от отца, соответственно.

Подобных перформистических взглядов придерживался известный голландский ученый А. Левегнук (1632–1723), который утверждал, что зародыш образуется из головки сперматозоида. Открытое в 1740 г. Ш. Боннэ (1720–1793) явление партеногенеза у тлей рассматривалось как прямое доказательство овизма. Обнаруженное А. Трамбле (1710–1784) почкование у пресноводной гидры и способность к регенерации из мелких частей тела (опыты 1741–1744) также использовались для доказательства наличия у животных зачатков не только в половых органах, но и в любых частях тела. Перформистом был также известный швейцарский физиолог А. Галлер (1708–1777).

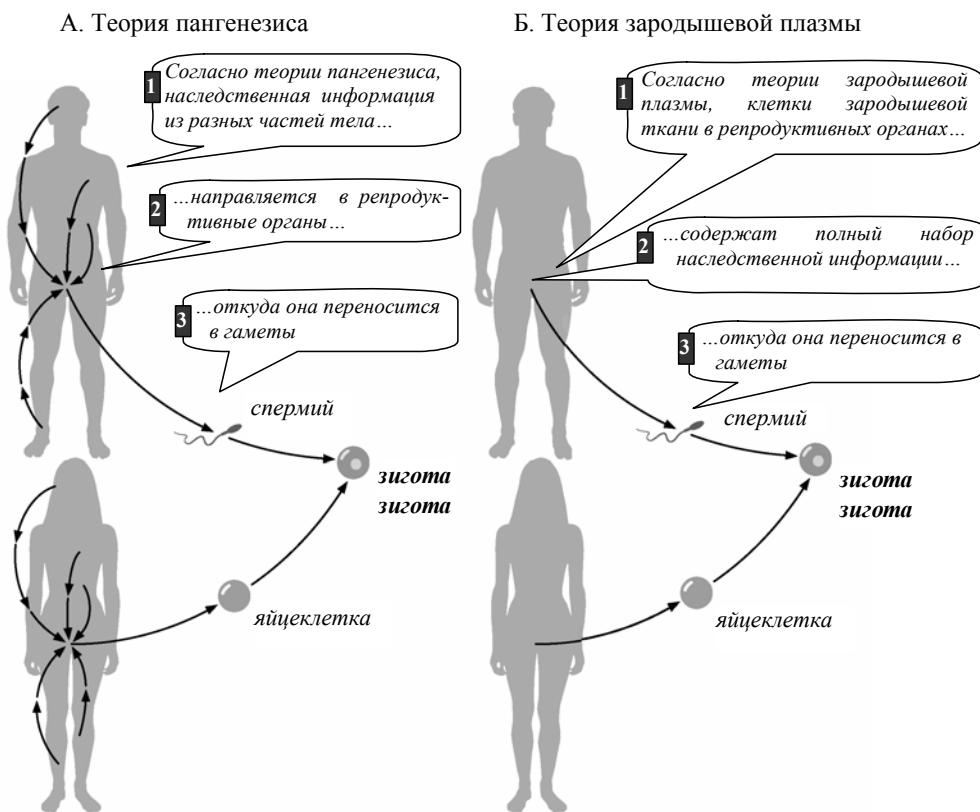


Рис. 1. Теория пангенезиса в сравнении с теорией зародышевой плазмы.

*Хотя теория перформизма не подтверждалась на практике (очевидным было, что потомство получает признаки от обоих родителей), она просуществовала в течение двух веков. Первый вызов теории перформизма был брошен французскими исследователями П. Мопертюи (1698–1759) и Ж. Бюффоном (1707–1788). Они выступили противниками этой теории как в ее овистской, так и анималькулистской интерпретации, призывая вернуться к учению древних о двух семенных жидкостях, считая, что «есть всегда деятельная органическая материя, всегда готовая формироваться, уподобляться и образовывать существа, подобно тем, которые ее воспринимают». Их идеи оказали большое влияние на развитие биологии, способствуя возрождению эпигенетической теории, основанной на признании одинакового участия обоих полов в наследственности и развитии живых организмов.*



Рис. 2. Представления перформистов о гомункулозе



*П. Мопертюи допускал существование в семенных жидкостях зачатков (germes), образующихся путем стечения от всех частей и органов животного и представляющих в будущем зародыше его части и органы. Дополнительным допущением П. Мопертюи было наличие у частей тела, соединяющихся при развитии зародыша, некоего “сознательного начала”. Ж. Бюффон считал, что в живых организмах существует некая «внутренняя модель», согласно которой из органических молекул формируются части тела и органы, а в половых органах – зародыши будущих организмов. Таким образом, эпигенетические воззрения П. Мопертюи и Ж. Бюффона, которые сыграли выдающуюся роль в опровержении господствовавшей в их эпоху перформационной теории, были в своей основе гипотетическими.*

*В России приверженцем эпигенетической теории зарождения был русский естествоиспытатель К. Ф. Вольф (1734–1794), который считал, что оплодотворение – это снабжение будущего зародыша необходимым ему для начала развития особым «тонким питанием». Сущность этого процесса по Вольфу состоит лишь в предоставлении питательных веществ будущему зародышу, а сущность мужского семени – «в крайне высокой степени питательности». Отождествление оплодотворения с внесением в яйцо животного особого «тонкого питания» увело его далеко в сторону на ложный путь.*

*Как мы видим, попытки проникновения в закономерности наследования признаков у животных длительное время были бесплодными. Гораздо позже Ф. Гальтон (1822–1911), двоюродный брат Ч. Дарвина, и А. Вейсман (1834–1914) провели эксперименты, заложившие начало современному представлению об оплодотворении. Ф. Гальтон переливал кровь черных кроликов белым, а затем скрещивал их и ждал появления черной окраски (1871). Но все потомство получалось серебристым. На основании этих результатов ученый сделал вывод, что кровь не содержит частичек будущего организма. В 1887 г. А. Вейсман сформулировал теорию зародышевой плазмы. К зародышевой плазме он относил половые клетки, а также те соматические клетки, которые к ним прилегают и из которых образуются половые клетки. По мнению А. Вейсмана, потомству передается зародышевая плазма, а соматические клетки не передаются потомству. А. Вейсман подкрепил свою теорию экспериментом. На протяжении нескольких поколений он отрезал хвосты у мышей и затем производил их скрещивание. Длина хвоста у потомства от данной процедуры не изменялась, из чего он заключил, что этот параметр определяется не клетками самого хвоста, а только клетками зародышевой плазмы. Таким образом, впервые только Ф. Гальтон и А. Вейсман заложили основу правильных представлений об оплодотворении у животных и механизмах передачи наследственных признаков.*

**История развития представлений о наследственности у растений.** Эволюция представлений о половых различиях и размножении у растений протекала совершенно иначе. Древние греки и римляне знали о существовании полов у растений (Геродот, Теофраст, Плиний). Аристотель отмечал, что у некоторых растений «женский пол не отделен от мужского», тем самым указывая на их однодомность. Интересными были также его наблюдения, что размножение семенами не единственный способ зарождения растений, тем самым указывая на наличие вегетативного способа размножения растений. В древности применялся также метод искусственного опыления. Основным недостатком того времени было то, что античные авторы совершенно не понимали сущности процесса оплодотворения у растений и относительную роль в нем мужского и женского пола. Однако, как ни скудны и противоречивы были их познания о поле растений, они во многом предвосхитили науку Нового времени. Для европейцев эти познания оказались недоступными вплоть до XVII в.

Большое значение для развития генетики оказали работы английского естествоиспытателя Роберта Гука, который в 1665 г. усовершенствовал микроскоп и с его помощью обнаружил и описал клетки растений. Затем Н. Грю (1641–1712) показал, что растения участвуют в половом процессе с помощью пыльцы. Эти исследования были проведены в 1682 г. Получив эту информацию, многие ботаники начали эксперименты по скрещиванию растений и получению гибридов. Англичанин Т. Ферчайльд известен как создатель первого искусственного растительного гибрида между двумя видами гвоздики (*Dianthus caryophyllus* и *D. barbatus*), который был получен им в 1717 г. Гибрид был назван первым растительным «мулом».

Нельзя не упомянуть в этом плане работы известного ботаника К. Линнея (1707–1778), который приложил много усилий изучению вопросов наследственности у растений. К. Линнею прежде всего уже была ясна несостоятельность точки зрения перформистов. Для него также стало очевидным, что для образования зародыша необходимо соединение двух элементов – мужского и женского. Это вытекало из характера наследования признаков гибридами, соединяющими признаки материнского и отцовского организмов. Тем не менее, К. Линней неправильно понимая закономерности развития растений, считал, что этот процесс происходит путем «метаморфоза», как у насекомых. Он полагал, что внутренние, сердцевинные части зародыша определяются материнским растением, а наружные покровные части – отцовскими элементами. В соответствии со своими представлениями К. Линней создал теорию наследования материнских и отцовских признаков, сыгравшую благодаря его авторитету роковую роль в истории представлений о наследственности. Вторым заблуждением К. Линнея было его убеждение, что причиной «наследственного изменения видов, передающегося через семена» является гибридизация. В 1751 г. К. Лин-

ней утверждал, что ему известно около 50 видов растений гибридного происхождения (один из учеников К. Линнея в 1764 г. перечислил уже 100 растительных гибридов). Против признания всех описанных им случаев появления новых форм в качестве новых видов выступил в 1763–1769 гг. известный французский ботаник М. Адансон – один из создателей естественной системы растений. В конце концов, он отклонил теорию К. Линнея о гибридном происхождении новых видов. Так медленно, шаг за шагом, совершенствовались представления о гибридизации и оплодотворении у растений. Одновременно совершенствовалась методика искусственного опыления – необходимого условия гибридизации.

**Доменделевский период развития представлений о наследственности.** Большой вклад в развитие представлений о наследственности внес немецкий ботаник И. Кельрейтер (1733–1806), который проводил скрещивание различных растений и сопровождал их анализом пыльцы с помощью микроскопической техники. В период с 1756–1761 гг. ему удалось получить гибриды, у которых обнаруживалась комбинация материнских и отцовских признаков. Интересно отметить, что до 1763 г. И. Кельрейтер работал в Петербургском ботаническом саду, а с 1766 г. был почетным академиком Петербургской Академии наук. Основные итоги работ И. Кельрейтера следующие:

- сделал заключение, что для зарождения нового растения необходимо соединение мужского и женского семени, этим подчеркнув несостоятельность теории перформизма. Процесс оплодотворения был определен им как смешение свойств обоих семян, при котором решающую роль играет не только качество, но и относительное их количество;

- провел огромную работу по искусственному получению гибридов. Им получены гибриды между более чем 50 видами, относящимися более чем к десятку родов: *Nicotiana*, *Dianthus*, *Verbascum*, *Datura*, *Hibiskus*, *Mirabilis* и др.;

- описал явление, связанное с более мощным развитием гибридов первого поколения (гетерозис), хотя и не мог его объяснить;

- впервые применил схему анализирующего скрещивания растений и наблюдал появление форм, возвращающихся преимущественно к той из родительских форм, пыльцой которого был оплодотворен гибрид;

- зарегистрировал расщепление гибридов, начиная со второго поколения;

- использовал буквенную символику для обозначения мужского (буквой *A* и *a*) и женского семени (буквой *B* и *b*);

- установил, что гибриды образуются путем перемешивания признаков;

- впервые применил некоторые количественные расчеты.

Блестящий и неутомимый экспериментатор, И. Кельрейтер тем не менее не сумел глубоко проникнуть в сущность наблюдае-

мых им явлений. Недостатком его экспериментов было то, что он исследовал у гибридов одновременно большое число признаков, а также проводил, как правило, межвидовые скрещивания, и поэтому не смог установить закономерности наследования признаков в потомстве. Несмотря на это работы И. Кельрейтера считаются «фундаментом» классической генетики.

В 1799 г. Т. Найт (1759–1838), английский растениевод, также внес большой вклад в развитие теории наследственности в доменделевский период. Основные итоги его работ были следующие:

- объектом своих исследований он выбрал горох, считая его удобной культурой для проведения экспериментов по изучению явлений наследственности. Многочисленность разновидностей гороха с постоянными свойствами, его одногодичность и отчетливые особенности в форме, размерах и окраске были его аргументами в пользу выбора данного объекта;

- описал явление доминирования признака;

- констатировал, подобно И. Кельрейтеру, мощное развитие первого поколения гибридов;

- наблюдал явление предпочтительного скрещивания в природе растений одного и того же вида. Ч. Дарвин развил эти выводы в виде «закона Найта-Дарвина».

Однако, так же как и И. Кельрейтер, Т. Найт не обратил внимания на характер расщепления признаков в потомстве.

Определенный исторический интерес представляют также работы Дж. Госса, который в 1820–1822 гг. для проведения перекрестного опыления садового гороха впервые применил методику кастрации пыльников у женских растений. Заслуживают внимания также работы на горохе А. Сетона (1822), которому при изучении характера наследования контрастных признаков, так же как и предыдущим исследователям, не удалось описать их расщепление.

Исследования О. Сажрэ (1763–1851), проведенные на тыквенных, позволили ему подняться на новую более высокую ступень представлений о наследственности и приблизиться к пониманию основных ее закономерностей:

- впервые в истории гибридизации О. Сажрэ стал изучать отдельные признаки скрещивающихся растений, расположив их в альтернативные пары, как это впоследствии сделал Г. Мендель;

- пришел к выводу, что наследственные признаки, как правило, не смешиваются, не пропадают, а целиком переходят к потомству, т.е. «имеет место распределение различных признаков без всякого смешения между собой». По мнению О. Сажрэ, сходство гибрида с его родителями заключается не в тесном слиянии признаков, а скорее в распределении, равномерном или неравномерном, этих признаков, что приводит к комбинационному разнообразию форм.

Он писал, что распределение признаков, различным образом комбинируемое, может довести разновидности до безграничного числа.

Значение работ *О. Сажрэ* огромно – в них правильно отражено понятие наследственности, которое оказалось недоступным не только его современникам, но и *Ч. Дарвину*. В отличие от всех предшествующих экспериментаторов (*И. Кельрейтера*, *Т. Найта* и др.), которые не пошли дальше общих наблюдений и описаний своих опытов, и не понимали подлинного смысла происходящего (их можно назвать «стихийными» предшественниками), он первый установил принцип единичных признаков и устойчивость при их наследовании. Поэтому именно он считается первым «сознательным предшественником» *Г. Менделя*. Вместо так называемой «слитной наследственности», он говорит о наследственности константной («корпускулярной»), что является отдаленным зачатком представлений о гене. Недостатком работ *О. Сажрэ* было то, что оно не обратил внимания на доминирование некоторых признаков.

В 1865 г. французский ботаник *Ш. Ноден* (1815–1899) опубликовал результаты своих исследований по скрещиванию растений, в которых он достаточно близко подошел к пониманию закономерностей наследственности. Он описал расхождение и рекомбинацию признаков у гибридов, предпринял попытку количественного анализа признаков у гибридов.

*Ш. Ноден* начал свои эксперименты по гибридизации растений в 1854 г., почти одновременно с *Г. Менделем*. Он осуществил огромное число скрещиваний многочисленных разновидностей и видов бахчевых, садовых и декоративных растений. Наиболее существенными выводами из его работ были следующие:

- установил единообразие первого поколения. Формулировка *Ш. Нодена* практически тождественна будущему «первому закону Менделя». При этом он придает ей форму «закона единообразия»;
- установил наличие расщепления во втором поколении;
- впервые в описании опытов привел числовые данные;
- догадывался, что в основе «беспорядочной» изменчивости потомства лежит не только комбинационная изменчивость, но и иной тип изменчивости, которую можно обозначить как мутационную.

Итак, *Ш. Ноден* весьма близко подошел к пониманию закономерностей наследственности. Причина недооценки его работ лежит, прежде всего, в том полуинтуитивном характере доказательств, его «умозрительности», которые затрудняли ясное понимание изменчивости. Недостатком работ *Ш. Нодена* было то, что в подавляющем большинстве случаев он имел дело с межвидовыми скрещиваниями, при которых наблюдалась чрезвычайно сложная картина расщепления. Кроме того, им были допущены неточности в количественном анализе, поскольку он использовал для этого лишь отдельные выборки потомства, и не все гибриды подвергал генетическому анализу.

### 1.3.1. Г. Мендель – основатель теории наследственности

Апогеем работ в этом направлении стали исследования Г. Менделя, который учел недостатки предыдущих исследователей.

Г. Мендель, родом из Силезии, с детства занимался садоводством и плодоводством. Большие способности, проявленные им в школе, оправдывали его стремление стать учителем природоведения. Однако ввиду стесненного положения родителей, для продолжения образования он вынужден был постричься в монахи католического монастыря в г. Брюнне (ныне Брно, Чехия). Не будучи профессиональным ученым, Г. Мендель активно интересовался проблемами биологии, и, в частности, произведениями Ч. Дарвина. Свои опыты он начал после возвращения из Вены, где он получал образование в университете в качестве вольнослушателя (1851–1853) не только по биологическим дисциплинам (энтомологии, палеонтологии, ботанике, физиологии растений), но и в области физики, химии и математики. Еще в университете ему в голову пришла мысль, о том, что изменчивость органической материи обусловлена комбинацией отдельных наследственных единиц, передающихся из поколения в поколение посредством половых клеток. Он сразу же поставил перед собой цель доказать это экспериментально. Таким образом, Г. Мендель начал проводить свои опыты по заранее подготовленному плану. Огромное разнообразие сортов, легкость скрещивания и многочисленность потомства привели Г. Менделя к правильному выбору главного объекта – садового гороха (*Pisum sativum*) и продуманному подбору садовых линий. Несмотря на то, что этот объект был знаком исследователям и ранее (например, Т. Найту, Д. Госсу и, А. Сетону), ни один из них не смог правильно проанализировать результаты скрещиваний и сделать верные выводы. Необходимо указать целый ряд важных особенностей его экспериментов, благодаря чему открытие законов наследственности принадлежит именно Г. Менделю:

- целенаправленный, продуманный выбор объекта;
- для получения потомства использовал различные линии садового гороха (проводил только внутривидовые скрещивания);
- для скрещивания родительских форм подобрал пары с «контрастно-различающимися» признаками;
- использовал только «чистые линии», полученные после двухгодичных испытаний их «надежности»;
- свои опыты начал со скрещиваний, когда родительские формы отличались только по одной паре контрастных признаков, что об-

легчило интерпретацию получаемых результатов и позволило установить четкие закономерности их наследования;

- разработал схему скрещивания, сегодня называемую «менделевской схемой» (гомозиготные «контрастно-различающиеся» родительские пары и самоопыление гибридов  $F_1$  для получения  $F_2$ ;
- провел реципрокное скрещивание для подтверждения единообразия потомства первого поколения;
- разработал схему возвратных (анализирующих) скрещиваний;
- назвал проявляющиеся в  $F_1$  признаки доминантными, а не проявляющиеся – рецессивными;
- в отличие от своих предшественников анализировал все получаемое в результате скрещивания потомство;
- ввел в эксперимент четкий количественный и качественный учет всех потомков и дальнейшее их испытание путем размножения последующих поколений. Это позволило Г. Менделю установить закономерности расщепления признаков в потомстве независимо от характера анализируемой пары контрастных признаков (например, желтые – зеленые семена, окрашенные и неокрашенные цветки и т.д.). Точно установив числовые отношения в расщеплении признаков в потомстве, Г. Менделю удалось расшифровать основу этого явления;
- проводил скрещивание родительских форм, различающихся по контрастным признакам, в основе чего лежало представление, что гибрид происходит от соединения двух половых клеток – отцовской и материнской;
- показал, что явление расщепления и независимого комбинирования признаков, установленные им на взрослых растениях, определяются процессами, осуществляющимися при образовании половых клеток;
- ввел буквенную символику для обозначения каждого наследственного признака;
- разработал алгебраические записи учета расщеплений, что позволило выразить в математической символике все наблюдавшиеся в скрещиваниях наследственные типы.

Эксперименты, проведенные Г. Менделем в период с 1856 по 1863 г., являются гениальными, их отличает поразительная глубина и логичность, четкая продуманность и обоснованность выводов. Результаты работ с садовым горохом были доложены Г. Менделем в начале 1865 г. на заседании Общества естествоиспытателей, а опубликованы в 1866 г. в труде «Опыты над растительными гибридами».



Чтобы подтвердить сделанное открытие, в 1866 г. Г. Мендель продолжил эксперименты по скрещиванию других видов растений, сосредоточив особое внимание на представителях рода *Hieracium* (ястребинка). Однако здесь Г. Мендель столкнулся с большими трудностями. У ястребинки были очень мелкие цветки, с трудом поддающиеся кастрации. Частичная стерильность потомства мешала Г. Менделю анализировать характер наследования признаков в поколениях. Результаты опытов были обескураживающими, вместо единообразия потомства в  $F_1$  и разнообразия в  $F_2$ , как в случае с горохом, у ястребинки наблюдалось разнообразие потомства уже в  $F_1$  и, соответственно, единообразие во всех последующих поколениях. С огромной настойчивостью Г. Мендель проводил скрещивания ястребинки в течение 3-х лет, и в 1869 г. вынужден был прервать свою научную деятельность, во-первых, по причине ухудшения здоровья, а, во-вторых, потеряв надежду вскрыть закономерности наследования признаков у этого растения. В 1871 г. Г. Мендель вовсе прекратил все работы по гибридизации. Только в начале XX в. выяснилась причина столь необычного поведения ястребинки. Оказалось, что среди представителей этого рода распространен апомиксис, что явилось причиной наблюдаемых аномалий в характере наследования признаков. Так и не получив признания, Г. Мендель, посвятивший остаток своей жизни церковной службе, умер в 1884 г.

Важно отметить, что эпоха не была подготовлена к пониманию и оценке, сделанных Г. Менделем открытий, он шагнул далеко вперед в понимании законов наследственности по сравнению с естествоиспытателями своего времени. Даже известный эволюционист Ч. Дарвин имел ошибочные представления о механизмах этого. Более понятными и доступными для умов того времени были проблемы видообразования, оплодотворения организмов и цитологические основы наследственности.

### 1.3.2. Предпосылки возникновения генетики как науки



*Развитие представлений о механизме оплодотворения у животных. Первые работы в этом направлении принадлежат голландскому ученому А. Левенгуку, который в 1677 г. открыл и описал сперматозоид у человека, а также собаки и кролика. Известны работы итальянского исследователя Л. Спалланциани (1768), который впервые применил на лягушках метод искусственного оплодотворения. Позже этот же ученый использовал этот метод в опытах с собаками, а в 1799 г. английский врач У. Хантер применил его для искусственного оплодотворения человека. В 1827 г. русский естествоиспытатель К. М. Бэр открыл яйцеклетку у млекопитающих и у человека, а французский эмбриолог К. Лаллеман в 1841 г. доказал роль сперматозоидов в процессе оплодотворения яйца. В 1853 г.*



немецкий ученый Ф. Кебер описали проникновение сперматозоида в яйцеклетку, а в 1875 г. О. Гертвиг уточнил, что оплодотворение – это процесс слияния ядра яйца с ядром (головкой) сперматозоида, проникшим в ядро. В 1891 г. немецкий биолог Х. Дриш установил, что из изолированных фрагментов яиц (бластомеров) могут развиваться целые особи.

**Развитие представлений о механизме оплодотворения у растений.** Первые работы по исследованию механизмов оплодотворения у растений принадлежат итальянскому ботанику Дж. Амичи, который в 1823 г. проследил за превращением пыльцевого зерна в пыльцевую трубку при вхождении ее в семязпочку, а в 1847 г. подробно описал анатомию рыльца растений. Он доказал существование «оплодотворяющего» начала пыльцевой трубки еще перед опылением. В 1849 г. немецкий ботаник К. Гертнер подвел итоги своих многолетних исследований пола растений и роли их половых органов в процессе размножения. В этом же году немецкий ботаник В. Гофмейстер исследовал опыление 38 видов растений, относящихся к 19 семействам. В 1851 г. он установил закономерности в чередовании полового и бесполого размножения у растений. В 1898 г. русский цитолог и эмбриолог растений С. Г. Навашин открыл механизм двойного оплодотворения у растений.

**Цитологические основы наследственности.** Первые работы по изучению цитологических основ наследственности можно отнести к VII в., когда в 1665 г. английский естествоиспытатель Р. Гук усовершенствовал микроскоп, с помощью которого обнаружил и описал клетки (ячейки) растений. Позднее А. Левенгук (1680) открыл мир одноклеточных организмов и впервые увидел под микроскопом клетки животных (эритроциты). Позднее клетки животных были описаны Ф. Фонтана (1781). В 1825 г. чешский естествоиспытатель Я. Пуркинье описал клеточное ядро в курином яйце («зародышевый пузырек»). В 1833 г. английский ботаник Р. Броун, получивший титул «князя ботаников» и избранный в 1827 г. почетным членом Петербургской Академии наук, детально описал ядро растительной клетки. В 1835 г. немецкий ботаник Г. Мольт описал размножение клеток путем деления, а в 1839 г. немецкие биологи М. Шлейден и Т. Шванн сформулировали клеточную теорию, согласно которой клетка является основным элементом организма. В 1858 г. немецкий естествоиспытатель Р. Вирхов сформулировал научный афоризм: «Каждая клетка рождается из клетки» («*Omnis cellular e cellula*»).

В 1874 г. отечественный ученый И. Д. Чистяков описал ряд стадий митотического деления спор плаунов, еще неясно представляя себе их последовательность. В 1879 г. В. Флемминг описал деление соматических клеток у животных, назвав его в 1882 г. митозом. Детальное исследование митоза у растений было проведено немецким ботаником Э. Страсбургером (1876–1879), который в 1884 г. детально описал отдельные его стадии – профазу, метафазу и др. Процесс слияния пронуклеусов при оплодотворении описано у животных Э. Бенеденом и О. Гертвигом в 1875 г. у животных, и Н. Н. Горюжанкиным и Э. Страсбургером в 1883–1884 гг. у растений, а в 1889 г. Т. Бовери доказал равнозначность мужского и женского пронуклеусов при оплодотворении. Авторство открытия

мейоза у животных принадлежит В. Флеммингу (1882 г.), а у растений – Э. Страсбургеру (1888 г.).

Одновременно с развитием клеточной теории шло изучение тонких структур клеток, участвующих в их делении и передаче наследственных признаков. Именно в этот период начала формироваться ядерная теория наследственности. В 1885 г. В. Флемминг установил, что ядро содержит материал наследственности. В 1882 г. В. Флеммингом и Э. Страсбургером, а в 1885 г. также и К. Рабле было окончательно установлено постоянство числа хромосом, свойственное каждому виду животных и растений. В 1888 г. немецкий биолог Г. Вальдейер предложил назвать обнаруженные ранее в ядре В. Гофмейстером и В. Ру окрашивающиеся тельца хромосомами (от греч. «та» – окрашенный и «сота» – тело).

**Процессы видообразования.** Несмотря на то что проблемами видообразования занимались многие исследователи (К. Линней, Ж. Бюффон, К. Ф. Вольф и др.), лишь Ч. Дарвин в 1859 г. создал учение, в котором были определены главные факторы эволюции – наследственность, изменчивость и естественный отбор. Ч. Дарвин показал, что новые виды организмов происходят только от других, предшествующих видов. В 1875 г. Л. Пастер в опытах с микроорганизмами показал, что старые представления о самозарождении живого являются ошибочными и живые организмы возникают только из живых. Ему удалось установить, что эволюция возможна только на основе возникновения у живых существ изменений и сохранения этих изменений у потомков. Остановимся более детально лишь на значении работ Ч. Дарвина.

Лишь блестящие успехи биологии 70–80-х гг. XIX века в раскрытии сложных процессов клеточного деления (кариокинеза), созревания половых клеток и оплодотворения, установления их связи с ядерными структурами – хромосомами – подготовили почву для начала нового этапа развития генетики после Г. Менделя. Развитие клеточной и ядерной теорий создало предпосылку для понимания и признания законов Г. Менделя. Цитологические исследования позволили установить роль клетки и отдельных ее структур в передаче наследственных признаков.

### 1.3.3. Этапы развития генетики

Честь вторичного обнаружения и подтверждения законов Г. Менделя в 1900 г. принадлежит группе ученых-генетиков К. Корренсу (Германия), Г. Де Фризу (Голландия) и Э. Чермаку (Австрия). Этот год принято считать датой рождения генетики (термин «генетика» был введен лишь в 1906 г. У. Бэтсоном).

Наиболее интенсивные опыты Г. Де Фриза относятся к середине 90-х гг. XIX века. В 1900 г. он заявил, что при проведении внутривидовых скрещиваний кукурузы, мака, энотеры и др. (всего около 16 видов растений) у гибридов  $F_1$  лишь одного из контрастных признаков и сде-

лал вывод, что при образовании гамет (пыльцы и яйцеклетки) эти признаки разделяются. Им впервые предложено название «закона расщепления», а также термины «моногибриды», «дигибриды» и «полигибриды».

К. Корренс начал опыты с гибридами в 1894 г. В своей работе, проведенной на кукурузе, горохе, лилиях и левкое, которая была опубликована в 1900 г., он уже догадывался о цитологическом механизме расщепления. Он говорит о ядре половых клеток как носителе «доминирующих и рецессивных» задатков и заявляет, что числовые отношения гамет 1 : 1 свидетельствуют о том, что они образуются путем редукционного деления.

Э. Чермак приступил к опытам по гибридизации растений гороха в 1898 г. и практически сразу обнаружил закономерности, описанные ранее Г. Менделем.

С поразительной быстротой открытия Г. Де Фриза, К. Корренса и Э. Чермака были подхвачены другими учеными, положив начало бурному развитию генетических исследований. Это показывает, что для понимания открытия Г. Менделя решающей была общая подготовленность биологов. В этом плане нельзя не упомянуть работы известного английского ученого У. Бэтсона (1861–1926), который высказал ряд пророческих мыслей о необходимости изучения поведения отдельных признаков и статистического учета всех появляющихся в потомстве типов. Подобные мысли высказывал и Г. Де Фриз, а также английский ученый К. Пирсон, который разработал статистические методы для биологии, положив начало развитию биометрии.

В течение всей последующей истории генетика прошла ряд периодов, каждый из которых характеризовался теми или иными открытиями. Эти периоды тесно связаны между собой и условно их можно разделить на 6 этапов.

**Первый этап (с 1900 до 1912 г.)** – это период триумфального развития менделизма, подтверждение законов Г. Менделя на различных культурах (лабораторных грызунах, курах, бабочках и др.), в результате чего выяснилось, что законы наследственности носят универсальный характер. Особенно примечательными являются работы У. Бэтсона по анализу наследования формы гребня у кур (при скрещивании кур с розовидной и гороховидной формой наблюдалось появление новой ореховидной формы). Выдающееся значение имели работы А. Гаррода, опубликованные в 1902 и 1908 гг. по «врожденным нарушениям метаболизма» у человека. К сожалению, значение работ этого ученого как первых работ в области биохимической генетики, стало понятным

только в наши дни. Уже в 1909 г. У. Бэтсон опубликовал сводку, где было перечислено более сотни признаков растений и столько же видов животных, для которых было доказано наследование признаков согласно законам Г. Менделя. В 1906 г. английский ученый Р. Пеннет предложил использовать «решетку Пеннета» для определения генотипов потомства при скрещивании. Сложилось такие генетические понятия, как гомозигота и гетерозигота, аллеломорф (термины введены У. Бэтсоном в 1902 г.), ген, фенотип, генотип (термины предложены датским генетиком в 1909 г.). Термин аллеломорф был заменен В. Иоганнсенем на аллель в 1926 г. Его определение звучит следующим образом: аллели – формы состояния гена, вызывающие фенотипические различия, но локализованные на гомологичных участках гомологичных хромосом. В 1906 г. У. Бэтсон сформулировал «правило чистоты гамет».

Наряду с наиболее характерными открытиями для этого периода развития менделевской генетики, в эти годы зародились некоторые новые важные направления, получившие свое развитие в последующие годы.

Уже в 1902 г. два ученых Т. Бовери в Германии и У. Сэттон в США одновременно обратили внимание на параллелизм в поведении хромосом при мейозе и оплодотворении с передачей признаков потомству, что послужило предпосылкой для создания хромосомной теории наследственности. В 1901 – немецкий ботаник К. Корренс высказал предположение о том, что гены локализованы в хромосомах в линейном порядке, а в 1903 г. эту же мысль подтвердили американский ученый У. Сэттон и немецкий ученый Т. Бовери.

Началось изучение внезапно возникающих и стойко наследующихся изменений наследственного материала – мутаций. Г. Де Фриз в 1901 г. сформулировал мутационную теорию, во многом совпавшую с теорией гетерогенеза (1899) русского ботаника С. И. Коржинского. Согласно мутационной теории наследственные признаки не являются абсолютно константными и могут скачкообразно изменяться, вследствие мутирования их задатков. Мутационная теория Г. Де Фриза сыграла большую роль для развития представлений об изменчивости организмов. Ошибочными были лишь его суждения, что мутации в организме возникают самопроизвольно, под влиянием каких-то чисто внутренних причин и не зависят от внешних воздействий.

В 1906 г. английские ученые У. Бэтсон и Р. Пеннет в опытах с душистым горошком обнаружили явление сцепления наследственных признаков, а другой английский генетик Л. Донкастер в опытах с бабочкой крыжовенной пяденицей открыл сцепленное с полом наследование.

Большое значение для зарождения популяционной генетики сыграли работы, опубликованные в 1908 г. английским математиком Г. Харди (1877–1947), который вывел формулу распределения генотипов в свободно скрещивающихся популяциях, и немецким врачом В. Вайнбергом (1862–1937), который независимо от Г. Харди установил такую же закономерность в отношении человеческой популяции. Поэтому ныне принято именовать установленную ими закономерность как «закон Харди-Вайнберга».

На этом этапе истории генетики была принята и получила дальнейшее развитие менделевская, по существу умозрительная концепция гена как материальной единицы наследственности, ответственной за передачу отдельных признаков в ряду поколений организмов.

*Второй этап (с 1912 до 1925 г.)* – это этап создания и развития хромосомной теории наследственности. Ведущую роль в этом сыграли американские ученые Т. Морган (1861–1945) и три его ученика А. Стертевант (1891–1970), К. Бриджес (1889–1938) и Г. Меллер (1890–1967). Блестящие работы этих ученых в период с 1910 по 1925 г. показали, что наследственные задатки – гены – лежат в хромосомах и что передача признаков определяется судьбой хромосом при созревании половых клеток и оплодотворении. Работы Т. Моргана помогли значительно глубже проникнуть в тонкое строение клеточного ядра и показали возможность построения карт хромосом с указанием точного расположения на них генов (первую карту построил в 1913 г. А. Стертевант совместно с Т. Морганом для X-хромосомы дрозофилы). В 1911–1912 гг. Т. Морган разработал хромосомную теорию наследственности, которая прочно опиралась не только на генетические данные, но и на наблюдения за поведением хромосом в митозе и мейозе, на роли ядра в наследственности. В 1916 г. американский генетик Г. Меллер сформулировал теорию линейного расположения генов на хромосоме. В 1916 г. американский биолог К. Бриджес сформулировал балансовую теорию определения пола. Установил связь между группами сцепления и хромосомами.

Значение работ Т. Моргана и его сотрудников для развития генетики огромно. Хромосомная теория наследственности была крупнейшим после Г. Менделя достижением биологии, а проблема гена, поднятая Т. Морганом, стала центральным вопросом генетики, не потерявшим актуальности и сегодня. Все дальнейшее развитие генетики и других биологических дисциплин (цитологии, эмбриологии, биохимии, эволюционного учения и др.) шло в свете этой теории, а на со-

временном этапе послужило основой зарождения молекулярной биологии.

В этот же период времени стали развиваться важные для практики направления генетики. К ним можно отнести, начатые еще в 1908 г. шведским генетиком Н. Нильсоном-Эле (1873–1949), работы по изучению закономерностей наследования количественных признаков на примере окраски зерен овса и пшеницы. Получили развитие работы по изучению механизмов гетерозиса (работы американских генетиков Э. Иста и У. Джонса). Благодаря работам Н. И. Вавилова, начала развиваться частная генетика культурных растений. Все это имело большое значение для развития селекционной науки и внедрения в селекционную практику эффективных приемов, опирающихся на достижения генетики

В период с 1912 г. по 1925 г. происходило становление отечественной генетики. Уже в первые послеоктябрьские годы сформировался ряд известных школ, возглавляемые крупными учеными – Н. К. Кольцовым (1872–1940), Ю. А. Филипченко (1882–1930) и Н. И. Вавиловым (1887–1943).

Н. К. Кольцов создал Институт экспериментальной биологии, из стен которого вышли известные генетики Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, А. Е. Гайсинович, С. М. Гершензон, Я. Л. Глембоцкий, Н. П. Дубинин, В. С. Кирпичников, А. А. Малиновский, И. Б. Паншин, И. А. Рапопорт, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашев, В. В. Сахаров, А. С. Серебровский, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. П. Эфроимсон и др. Все они в той или иной степени восприняли методологию своего учителя. Н. К. Кольцов внес большой вклад в развитие генетики. Он первым разработал гипотезу о молекулярном строении и матричной репродукции хромосом, предвосхитив этим более поздние открытия молекулярной биологии. Выдвинул идею о связи гена с определенным химическим веществом (к сожалению, ошибочную, указав на белок), создал первую схему строения хромосом.

Основным направлением работ Ю. А. Филипченко была частная генетика животных и растений. Ему принадлежит разработка приемов скрещивания для улучшения пород домашнего скота. Он первым начал читать курс лекций по генетике в университетах России, создал первую кафедру генетики в Петроградском университете и первую Лабораторию генетики при Академии наук.

Н. И. Вавилов является гордостью отечественной генетики. Основные научные работы его посвящены вопросам генетики, селекции и формообразования у растений. Н. И. Вавилов был организатором и руководителем многочисленных экспедиций по изучению мировых рас-

тительных ресурсов (Иран, Афганистан, страны Средиземноморья, Эфиопия, Япония, Корея, Северная, Центральная и Южная Америка и др.). Им установлены очаги формообразования, или центры происхождения культурных растений, обоснованы принципы селекции растений, сформулирован закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, создана мировая коллекция культурных растений, создано учение об иммунитете растений, разработаны принципы селекции растений. Характерной чертой исследований Н. И. Вавилова была широта и глубина теоретических обобщений. Его огромное литературное наследие является достоянием мировой науки.

Существенную роль в развитии отечественной генетики сыграл С. С. Четвериков (1880–1959). Основное направление его работ – генетика популяций. Им сформулированы основные положения популяционной генетики, принцип насыщенности природных популяций большим количеством мутаций, выведен закон равновесия при свободном скрещивании, установлена роль изоляции в дифференциации вида, а также значения естественного отбора в процессе эволюции. Благодаря заслугам С. С. Четверикова, а также последующим работам Н. П. Дубинина, Д. Д. Ромашова, Ю. М. Оленова и С. М. Гершензона в нашей стране, Р. Фишера и Д. Холдейна в Англии, С. Райта и Ф.Г. Добжанского в США, а также Н. В. Тимофеева-Ресовского (жившего в те годы в Германии), генетика оказалась прочно связанной с эволюционным учением и стала, по существу, фундаментом синтетической теории эволюции.

*Третий этап развития генетики (1925–1944)* ознаменован в первую очередь открытием индуцированного мутагенеза. В 1925 г. советский микробиолог и генетик Г. А. Надсон совместно со своим учеником Г. С. Филипповым продемонстрировали появление мутантов у низших грибов под влиянием рентгеновских лучей. Однако в работах Г. А. Надсона мутационный процесс не был проанализирован количественными методами, а также в силу слабой изученности используемых объектов, его исследования не привлекли должного внимания. Только через два года глубоко продуманный и методически безупречный эксперимент Г. Меллера (1927 г.) на дрозофиле и Л. Стадлера (1928 г.) на ячмене и кукурузе полностью доказали возможность получения мутаций под действием радиации.

Вслед за этими работами была продемонстрирована мутагенная активность ионизирующего излучения (рентгеновских лучей, альфа-, бета- и гамма-излучения и др.) в отношении различных объектов, в результате чего экспериментальный мутагенез стал мощным инструментом в генетических исследованиях.

Несколько позже была обнаружена мутагенная активность ряда химических веществ. Первые опыты по химическому мутагенезу были проведены в 1930-х гг. отечественными учеными В.В. Сахаровым, М. Е. Лобашевым и С. М. Гершензоном, а затем в середине 1940-х гг. И. А. Рапопортом и английским генетиком Ш. Ауэрбах. В 1937 г. А. Блексли и О. Эвери было открыто действие колхицина, а в 1941 г. А. Холлендер с сотрудниками продемонстрировали мутагенное действие ультрафиолетового света.

Исследования в области экспериментального мутагенеза привели к быстрому прогрессу в познании механизмов мутационного процесса и к выяснению ряда вопросов, касающихся тонкого строения гена. Из наиболее интересных работ в этом направлении можно назвать исследования А. С. Серебровского (1892–1948) и его учеников Н. П. Дубинина, И. И. Агола, А. Е. Гайсиновича и др., касающиеся доказательства сложного строения и дробимости гена и послужившие началом изучения его внутреннего строения.

Тогда же начали интенсивно развиваться частные разделы генетики. Широко развернулись работы по генетике и генетическим основам селекции растений, проводимые П. М. Жуковским, Г. Д. Карпеченко, А. Р. Жебраком, Н. В. Цициным, А. А. Сапегиним и Л. Д. Делоне. В области генетики животных больших успехов добились А. С. Серебровский, М. Ф. Иванов, Б. Л. Астауров, Я. Л. Гелембоцкий, Д. К. Беляев, М. М. Завадский, Б. Л. Астауров. Ученые С. Г. Левит и С. Н. Давиденков организовали проведение широких исследований по генетике человека, а С. Н. Ардашников, А. А. Прокофьева-Бель-говская и В. П. Эфроимсон по медицинской генетике.

Во второй половине 30-х гг. была заложена основа бурного развития биохимической генетики. Эксперименты Дж. Бидла и Б. Эфрусси (1935 г.) показали, что рецессивные мутации у дрозофилы могут приводить к блокированию разных участков в пути синтеза глазного пигмента. Еще больших успехов добились Дж. Бидл и Э. Тейтем (1941 г.), используя в качестве объекта гриб *Neurospora crassa*. Эти ученые установили, что каждый ген в организме определяет синтез одного конкретного фермента, и сформулировали концепцию «один ген – один фермент». Несмотря на революционный характер этой работы, ее еще нельзя отнести к эпохе современной генетики, так как, оперируя понятием «ген», Дж. Бидл и Э. Тейтем еще не имели представления об его материальной основе, «ген» для них оставался умозрительным понятием, что было характерно для периода «классической генетики», продолжавшегося до 1944 г., когда впервые была установлена природа наследственного материала.



В начале 40-х гг. начала активно развиваться также генетика бактерий и бактериофагов. Был установлен факт возникновения спонтанных мутаций у бактерий (С. Лурия и М. Дельбрюк, 1943), а также доказано существование у них процесса рекомбинации (Дж. Ледерберг и Э. Тейтем, 1946 г.). В это же время были обнаружены мутации у бактериофагов (А. Херши и М. Дельбрюк, 1946 г.). Особенно благоприятным объектом для изучения генетических процессов оказались бактерии *Escherichia coli*, а также их бактериофаги ( $\lambda$ , T2 и T4,  $\phi$ X 174 и др.), высокая скорость размножения которых и простота генома позволили генетикам выйти на новый уровень исследований.



**Судьба генетики в СССР.** Следует отметить, что на фоне выдающихся достижений мировой генетики с конца 1920-х гг. в СССР начались нападки на советских генетиков, стоящих на позициях менделизма и морганизма, со стороны Т. Д. Лысенко и его единомышленников. В 1928 г. им была сформулирована «теория стадийного развития растений», согласно которой, каждая стадия развития растения «требует» определенных внешних условий для ее осуществления. Т. Д. Лысенко не признавал не только законы генетики, но и наличие каких-либо материальных структур наследственности. Он полностью отверг большинство методов селекции, основанных на принципах менделизма и хромосомной теории наследственности, и в качестве основного метода признавал лишь путь «направленного воспитания организма в определенных условиях». Таким образом, в основе его научных взглядов лежала возможность наследования приобретенных признаков, возникающих в онтогенезе в зависимости от условий проживания организма. На основании личных представлений Т. Д. Лысенко широко рекламировал свои собственные методы селекции, давал многообещающие прогнозы о том, что его рекомендации позволят добиться не только повышения урожайности, но и выведения в кратчайшие сроки новых улучшенных сортов растений.

Трагедия, постигшая советскую генетику, стала результатом использования ее в качестве инструмента для идеологической борьбы. К генетике тесно примыкал комплекс агрономических наук, от которых власти ждали спасения нашего разрушенного сельского хозяйства. Правильно учтя ситуацию того времени, Т. Д. Лысенко начал осуществлять свои планы, разросшиеся в дальнейшем в грандиозную эпопею разгрома генетики и принесшую неисчислимый урон всей биологии. Кульминационным моментом в этой борьбе стала четвертая сессия ВАСХНИЛ, состоявшаяся в декабре 1936 г. Несмотря на усиливающееся давление со стороны Т. Д. Лысенко и правительства СССР, поддерживающего его взгляды, представители классической генетики – Н. И. Вавилов, А. С. Серебровский, Г. Д. Карпеченко, М. М. Завадовский, Г. А. Левитский, А. Р. Жебрак, С. И. Алиханян, Н. П. Дубинин и некоторые другие ученые, смело и открыто продолжали отстаивать основные положения классической генетики, основываясь на работах как советских, так и зарубежных исследователей. К концу 1930-х гг. в

стране прокатилась волна массовых, необоснованных репрессий, жертвами которых оказались известные ученые-генетики. Трагическим финалом этой кампании явился арест и смерть в тюрьме Н. И. Вавилова (26 января 1942 г.). Та же судьба постигла его ближайших сотрудников – талантливого создателя теории отдаленной гибридизации Г. Д. Карпеченко (умер в 1941 г.), выдающегося цитолога Г. А. Левитского (умер в 1942 г.) и многих других.

Дискуссия по проблемам генетики и дарвинизма с новой силой возобновилась сразу же после окончания Великой Отечественной войны. Так, в 1945 г. Т. Д. Лысенко выступил с отрицанием наличия внутривидовой борьбы, а в 1948 г. уже без всякой маскировки открыто стал пропагандировать взгляды Ж. Ламарка. В числе его единомышленников оказалась О. Б. Лепешинская со своей чудовищной теорией, не имеющей ничего общего с наукой, что «клетки могут происходить не только путем деления, но также из живого вещества, не имеющего структуры». В августе 1948 г. в очередной раз Т. Д. Лысенко инициировал разгром науки. Такое насилие над свободным развитием генетики привело к трагическим последствиям и для науки, и для государства. Огромный материальный урон был нанесен принудительным проведением в широких масштабах мероприятий, насаждаемых Т. Д. Лысенко в сельском хозяйстве. В этот период происходила массовая смена кадров, изгнанные их институтов ученые заменялись малоквалифицированными, совершенно беспринципными людьми, в научные журналы хлынул поток работ низкого уровня. Благодаря деятельности Т. Д. Лысенко и его приспешников советская биология превратилась в лженауку и стала плацдармом политической борьбы. Только в 1964 г. был положен конец господству в СССР субъективистского и лженаучного направления Т. Д. Лысенко и его единомышленников.

Таковой оказалась печальная судьба генетики в нашей стране, которая нанесла огромный вред развитию науки в СССР и отбросила ее с передовых рубежей далеко назад. Однако на фоне триумфального шествия генетики по всему миру в XX в., нельзя забывать о том, что школа советских генетиков внесла огромный вклад в развитие мировой науки (табл. 1).

**Четвертый этап развития генетики (1944–1960).** Наиболее характерными чертами этого периода развития генетики является переход на новый молекулярный уровень изучения структуры генетического материала и закономерностей передачи наследственных признаков.

Решительный поворот в понимании роли нуклеиновых кислот как носителей наследственной информации произошел в 1944 г., когда бактериолог О. Эвери, Ч. Мак Леод и М. Мак Карти проверили работу Ф. Гриффита, описавшего процесс трансформации у пневмококков, и затем продемонстрировали, что носителем наследственной информации является ДНК. В 1952 г. А. Херши и М. Чейз представили окончательное подтверждение роли генетической роли ДНК на примере бактериофага T2.

Доказательство участия РНК в передаче наследственных признаков было представлено в 1956–1957 гг. Г. Френкель-Конратом и Р. Вильямсом. Установление А. Астбери, М. Уилкинсом и Р. Франклин (1950–1952) пространственной организации молекулы ДНК и особенностей ее химического строения (Э. Чаргафф, 1950 г. и позже) создали основу для окончательного выяснения ее структуры.

Таблица 1

Выдающиеся советские ученые-генетики (Вестник ВОГиС, 2004)

Выдающиеся генетики	Годы жизни
Алиханян Сос Исаакович	26.11.1906 – 26.01.1985
Астауров Борис Львович	27.10.1904 – 21.06.1974
Беляев Дмитрий Константинович	17.07.1917 – 14.11.1985
Вавилов Николай Иванович	25.11.1887 – 26.01.1945
Гершензон Сергей Михайлович	11.02.1906 – 7.04.1998
Давиденков Сергей Николаевич	25.08.1880 – 2.07.1961
Добржанский Феодосий Григорьевич	25.01.1900 – 12.12.1975
Дубинин Николай Петрович	4.01.1907 – 27.03.1998
Жебрак Антон Романович	27.12.1901 – 20.05.1965
Карпеченко Георгий Дмитриевич	3.05.1899 – 28.07.1941
Кирпичников Валентин Сергеевич	14.08.1908 – 14.11.1991
Кольцов Николай Константинович	15.07.1872 – 2.12.1940
Левитский Григорий Андреевич	19.11.1878 – 20.05.1942
Лобашев Михаил Ефимович	11.11.1907 – 4.01.1971
Лусис Янис Янович	5.12.1897 – 10.08.1979
Меллер Герман Джозеф.	21.12.1890 – 5.04.1967
Полянский Юрий Иванович	15.03.1904 – 26.06.1993
Прокофьева-Бельговская Александра Александровна	26.03.1903 – 16.02.1984
Рапопорт Иосиф Абрамович	14.03.1912 – 31.12.1990
Рокицкий Петр Фомич	15.08.1903 – 21.10.1977
Сапегин Андрей Афанасьевич	11.12.1883 – 8.04.1946
Серебровский Александр Сергеевич	18.02.1892 – 26.07.1948
Струнников Владимир Александрович	15.07.1914
Тимофеев-Ресовский Николай Владимирович	7.09.1900 – 28.03.1981
Филипченко Юрий Александрович	13.02.1882 – 19.05.1930
Хесин Роман Бениаминович	24.03.1922 – 16.07.1985
Четвериков Сергей Сергеевич	6.05.1880 – 2.07.1959

В 1953 г. Дж. Уотсон и Ф. Крик показали, что молекула ДНК имеет форму двойной спирали, а также сформулировали принцип комплементарности отдельных цепей в молекуле. Именно комплементарность была положена в основу объяснения механизма репликации ДНК в последующем. В 1958 г. Ф. Крик сформулировал «центральную догму молекулярной биологии», согласно которой передача наследственной информации идет только в одном направлении, а именно от ДНК к РНК и от РНК к белку.

Окончание четвертого этапа можно охарактеризовать, как накопление информации о тонком строении структур клетки, которые задействованы в генетических процессах. Так, в 1955 г. Г. Паладе были детально описаны рибосомы. В 1957 г. М. Хоглэнд, П. Замечник и М. Стефенсон обнаружили тРНК. В этом же году А. Корнберг описал новый фермент ДНК-полимеразу I. В 1960 г. Ф. Жакоб, С. Бреннер и М. Мезельсон обнаружили мРНК. Особенностью открытий того времени было то, что практически все они были сделаны с использованием в качестве объектов бактерий и бактериофагов. Эти работы стали мощным толчком дальнейшего развития молекулярной генетики и всей молекулярной биологии.

**Пятый этап развития генетики (1960–1990)** можно охарактеризовать как период развития молекулярной генетики на основе накопленных ранее данных и появления новых основополагающих открытий. В 1960 г. одновременно тремя коллективами, возглавляемыми Дж. Гурвитцем, Н. Стивенсом и С. Вейссом, описан процесс транскрипции. В 1961 г. разработана модель оперона Ф. Жакобом и Ж. Моно, а в 1965–1965 гг. М. Ниренбергом, Дж. Маттеи, С. Очоа и Г. Корана расшифрован генетический код. В это же время установлены молекулярные механизмы основных генетических процессов – репликации, транскрипции и трансляции. Второй особенностью этого периода является постепенное вовлечение в круг исследований новых, более сложных объектов – растений, животных и человека. Третьей особенностью является бурное развитие и применение в генетике методологий молекулярной биологии. Так, в 1970 г. Г. Смитом, Д. Натансом и В. Арбером были открыты рестриктазы, а Д. Балтимором в этом же году – обратная транскриптаза, что открыло путь к разработке технологии рекомбинантных ДНК. Годом рождения генетической инженерии считается 1972 г., когда П. Берг впервые получил рекомбинантную ДНК *in vitro*. В этом же году Г. Боером и С. Кохеном осуществлено клонирование первого гена в составе плазмидного вектора. Открытия этого периода можно назвать «революцией рекомбинантных ДНК». В 1977 г. А. Максам, В. Гилберт и Ф. Сэнгер разработали методику секвенирования ДНК. В 1986 г. К. Мюллис – методологию полимеразной цепной реакции и др.

**Шестой этап развития генетики (1990– настоящее время).** Создание новых высоко технологичных методологий исследования генетического аппарата различных организмов послужило базой для начала новой эры развития генетики, характерной чертой которой является решение глобальных генетических задач, в том числе связанных со здоровьем человека. Этот этап развития генетики знаменуется началом исследований по расшифровке генома человека (проект «Геном человека», 1990 г.), разра-

боткой новых подходов идентификации генов, лечения наследственных заболеваний человека, в том числе с помощью генотерапии, совершенствованием методологии получения трансгенных животных и растений и др. Вполне заслужено 1990 г. может быть отнесен к эпохе «геномной» революции, очевидцами которой мы являемся.