
3. DZIMUMS UN AR DZIMUMU SAISTĪTĀ IEDZIMŠANA

Eksistē pazīmju grupa, kuru iedzimšana ir atkarīga no gēna nesēja indivīda dzimuma.

Par dzimumu sauc organisma pazīmju un īpašību kopumu, kas nodrošina tā piedalīšanos pēcnācēju radīšanā un iedzimtās informācijas nodošanā ar gametu palīdzību. Dzimuma nosacīšanas mehānisms interesējis cilvēku jau kopš senatnes, taču pareizs šī mehānisma izskaidrojums varēja rasties tikai 20. gs. sākumā, pateicoties citoloģijas un ģenētikas attīstībai. Savukārt dzimuma ģenētikas pētījumiem bija izšķiroša nozīme iedzimtības hromosomālās teorijas radīšanā; tie deva lielu ieguldījumu medicīnas un lauksaimniecības praksē.

Dzimumiskās vairošanās senākā forma ir hermafrodītiskā vairošanās, kad indivīdam rodas gan vīrišķās, gan sievišķās gametas. Pakāpeniski filoģenēzē attīstījās šķirtdzimumiskā vairošanās, kad indivīdam rodas tikai viena veida gametas, taču jebkura zigota savas attīstības sākumā ir potenciāli hermafrodītiska jeb biseksuāla. No tās var attīstīties gan vīrišķais, gan sievišķais organisms. Ja zigotas attīstības virziens ir atkarīgs no ārējiem cēloņiem, tā ir epigāmiskā (pēcapaugļošanās) dzimuma nosacīšana. Piemēram, koraļļu zivis *Labroides dimidiatus* dzīvo grupās, kurās ir viens tēviņš un vairākas mātītes. Ja tēviņš aiziet bojā, visaktīvākā no mātītēm cenšas aizdzīt svešus tēviņus no savas grupas un, ja tas izdodas, sāk pati izturēties kā tēviņš un pāris nedēļu laikā iegūst spēju veidot auglīgus spermatozoīdus. Citāda ir progāmiskā (pirmsapaugļošanās) dzimuma nosacīšana — zigotas dzimumu vēl pirms tās rašanās nosaka citoplazmas daudzums olšūnās, kuras tiks apaugļotas. No lielākajām olšūnām pēc apaugļošanās attīstās tikai mātītes, no sikākajām — tikai tēviņi. Šāda dzimuma nosacīšana raksturīga virpotājiem (*Rotatoria*), dažiem daudzsareņiem (*Polychaeta*) un laputīm (*Aphidodea*). Epigāmiskā un progāmiskā dzimuma nosacīšana būtībā ir gēnu darbības regulācija ontogēnēzes laikā.

Visvairāk izplatīta ir hromosomālā singāmiskā dzimuma nosacīšana, kas realizējas gametu saplūšanas brīdī. Vairumam dzīvnieku, kā arī divmāju augiem apmēram vienādā skaitā rodas vīrišķie un sievišķie pēcnācēji, t. i., attiecībā $1/2 : 1/2$. Jau G. Mendelis atzīmēja, ka šāda skaldīšanās pēc dzimuma atgādina analizējošās krustošanas rezultātu:

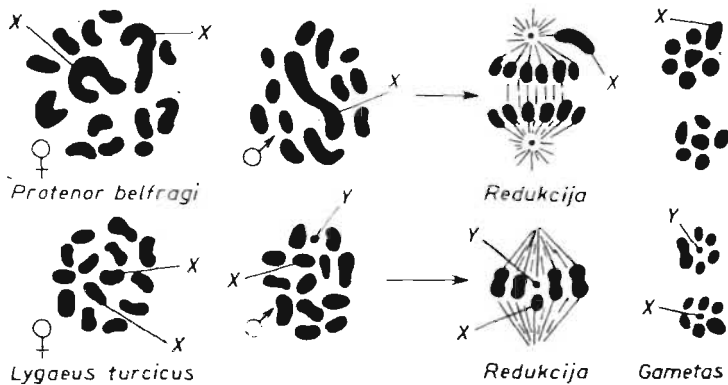
$$\begin{array}{rcl}
 P & Aa & \times \quad aa \\
 F_1 & \frac{1}{2}Aa & + \quad \frac{1}{2}aa
 \end{array}$$

Tātad var uzskatīt, ka singāmiskās dzimuma nosacīšanas gadījumā viens dzimums ir ar vienādām iedzimtības vienībām, kuras nosaka dzimumu («aa»), bet otrs — ar dažādām («Aa»). K. Korensa ģenētiskie pētījumi ar sētvijām *Bryonia alba* un *B. dioica* 1907. g. un L. Donkastera krustošanas eksperimenti ar ērkšķogu sprīžotāju *Abraxas grossulariata* apstiprināja šo pieņēmumu.

3.1. DZIMUMA HROMOSOMĀLĀ SINGĀMISKĀ NOSACĪŠANA

Citologi jau 19. gs. beigās bija konstatējuši, ka dažām kukaiņu sugām visi spermatoцитi II nesaņem vienādu hromosomu skaitu. Piemēram, blakts *Protenor belfragi* tēviņu somatiskajās šūnās ir 13 hromosomas. Pusei spermatoцитu II ir 6 sīkas hromosomas, bet otrai pusei — 6 sīkas hromosomas un viena liela. Šo lielo hromosomu nosauca par X hromosomu. Šīs pašas sugas blakšu mātītēm somatiskajās šūnās ir 14 hromosomas, bet visās olšūnās — 7 hromosomas (6 sīkas un viena liela — X hromsoma). Blakts *Lygaeus turcicus* abu dzimumu somatiskajās šūnās ir 14 hromosomas, taču mātītēm tās visas pēc formas un izmēriem var sakārtot pāros, bet tēviņiem vienā no šiem septiņiem pāriem hromosomas savstarpēji atšķiras. Visās šīs sugas blakšu olšūnās ir vienāds hromosomu komplekts, bet spermatoцитi II savstarpēji atšķiras — pusei no tiem ir tādas pašas hromosomas kā olšūnās, bet pārējiem — viena atšķirīga hromosoma. Atšķirīgo hromosomu sauc par Y hromosomu, bet otru — par X hromosomu (3.1. att.). Hromosomu pāri, pēc kura atšķiras dzimumi, sauc par dzimumhromosomām jeb alosomām.

Dzimumhromosomas replicējas vēlākā mitotiskā cikla stadijā nekā autosomas, un mejozes profāzē I X hromosoma ar Y hromo-



3.1. att. Divu blakšu sugu tēviņu un mātīšu hromosomu komplekti un vīrišķo gametu veidošanās.

somu gan izveido bivalentu, taču konjugē tikai daļēji, jo šo hromosomu gēni ir stipri atšķirīgi. Dzimumu, kurš dod pēc dzimumhromosomām vientipiskas gametas, sauc par homogametisko dzimumu pretēji heterogametiskajam dzimumam, kurš veido gametas ar dažādu dzimumhromosomu komplektu.

Vairumam dzīvnieku un divmāju augu homogametiskais dzimums ir sievišķais. Sievišķajiem īpatņiem somatiskajās šūnās ir divas vienādas dzimumhromosomas (XX), bet olšūnās viena X hromosoma. Heterogametiskā vīrišķā dzimuma īpatņiem ir atšķirīgas dzimumhromosomas. Tiem var būt *Protenor* tipa hromosomas (XO) vai *Lygaeus* tipa hromosomas (XY) somatiskajās šūnās un attiecīgi divu tipu spermatozoīdi. Ir arī dzīvnieki un augi, kam homogametisks ir vīrišķais dzimums (XX), bet sievišķais — heterogametisks XY vai XO (3.1. tab.).

3.1. tabula

Dzimuma hromosomālās nosacīšanas tipi dažādiem organismiem

Heterogametisks vīrišķais dzimums ar hromosomām XY vai XO	Heterogametisks sievišķais dzimums ar hromosomām XY vai XO
Daudzsaru tārpi Veltņtārpi Kukaiņi (izņemot tauriņus un makstenes) Pārējie posmkāji Zivis (daļa) Abinieki (vairums) Zidītāji Divmāju augi (vairums)	Tauriņi Makstenes Zivis (daļa) Abinieki (daži) Rāpuļi Putni Divmāju augi (piemēram, zemenes)

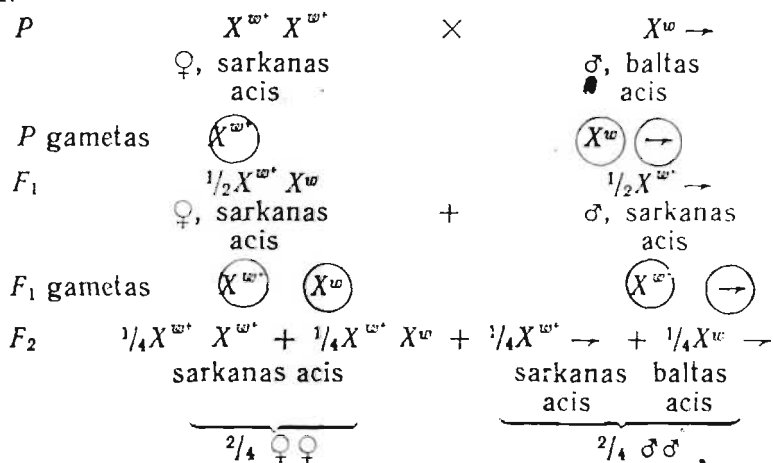
Ir aprakstīti arī sarežģītāki dzimumhromosomu komplekti. Piemēram, vēl nenoskaidrotu iemeslu dēļ X hromosoma filoģenēzē var sadalīties fragmentos. Tādā gadījumā homogametiskajam dzimumam dzimumhromosomas nav vairs XX , bet gan $X_1X_1X_2X_2$, bet heterogametiskajam — X_1X_2Y , kā piemēram, meža cirslim *Sorex araneus*; gliemenvēžu ģinti *Cyprionotus* mātītēm ir dzimumhromosomas $X_1X_1X_2X_2X_3X_3X_4X_4X_5X_5X_6X_6$, bet tēviņiem — $X_1X_2X_3X_4X_5X_6Y$. Var būt fragmentēta arī Y hromosoma. Interesanti atzīmēt, ka bieži vienas dzimtas vai pat ģints robežās sastopamas sugas ar dažādiem dzimuma nosacīšanas tiem: lauku strupastes *Microtus arvalis* tēviņiem ir XY dzimumhromosomas, bet *M. montebelli* — XO ; parastās vārdes *Rana temporaria* tēviņiem ir XY dzimumhromosomas, bet *R. nigromaculata* šāds komplekts ir mātītēm. Tas liecina, ka dzimuma singāmiskās nosacīšanas mehānismi var ne tikai iedzimt no kopīgajām senču formām, bet arī par jaunu veidoties filoģenēzē. Acīmredzot dzimumhromosomas izveidojušās, specializējoties vienam hromosomu pārim. Šī procesa sākums redzams trīsuļoņiem *Chi-*

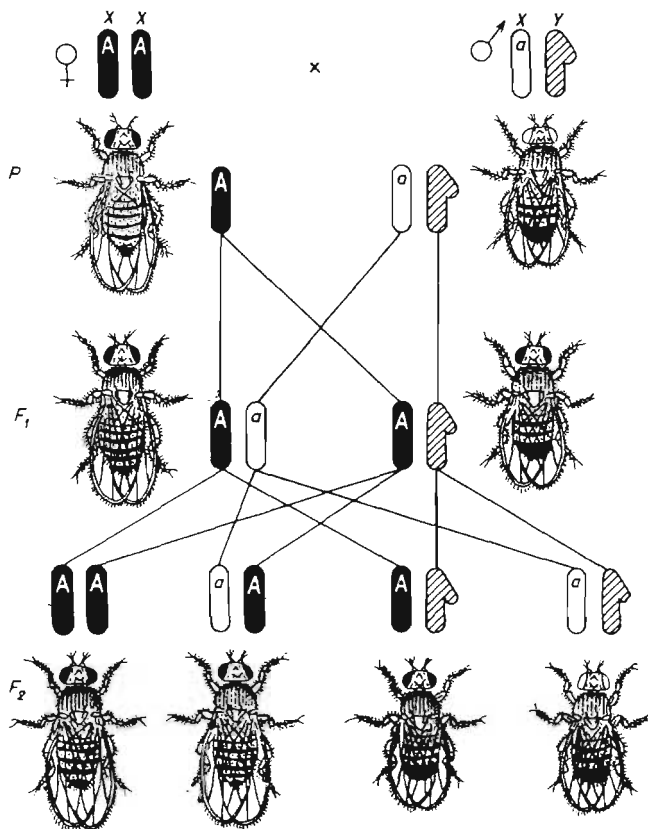
ronomidae, kuru tēviņi no mātītēm atšķiras tikai ar nelielu rajonu (vienu gēnu) vienā hromosomu pāri. Mātītes pēc šī rajona ir homozigotiskas, tēviņi — heterozigotiski.

3.2. AR DZIMUMU SAISTĪTĀ IEDZIMŠANA

Tiešus eksperimentālus pierādījumus, ka X un Y hromosoma nosaka indivīda dzimumu, ieguva amerikāņu ģenētiķi T. Morgans un K. Bridžess, veicot drozofilas *Drosophila melanogaster* hibridoloģisko analīzi. 1910. gadā T. Morgans konstatēja, ka starp normālām sarkanacainām drozofilām ir arī dažas baltacainas drozofilas. Krustošanas rezultātā viņš pārliecinājās, ka baltā acu krāsa neiedzimst pēc Mendēļa pirmā un otrā likuma, bet gan atkarībā no baltacaino mušu dzimuma. Šos rezultātus bija iespējams izskaidrot tikai tad, ja pieņēma, ka acu krāsas gēns atrodas X hromosomā, bet Y hromosomā šā gēna nav. Kā jau minēts, drozofilas gēnus pēc vispārpieņemtās tradīcijas apzīmē ar pazīmes angļu nosaukuma pirmajiem burtiem, bet normālo alēli — ar krustiņu pie šiem burtiem; ja pazīme dominē pār normu, gēna apzīmējumam raksta lielo sākuma burtu, bet, ja pazīme ir recesīva attiecībā pret normu, — mazo burtu. Piemēram, gēns, kas determinē daivainas, ar iegriezumiem acis (angļu *lobe* — daiva), dominē pār gēnu, kas determinē normālu acu formu. Šo gēnu raksta *Lobe*, apzīmē ar *L*, normālo gēna alēli apzīmē ar *L*⁺. Baltas acu krāsas gēns (angļu *white* — balts), ir recesīvs; šo gēnu raksta *white*, apzīmē ar *w*, normālo gēna alēli apzīmē ar *w*⁺.

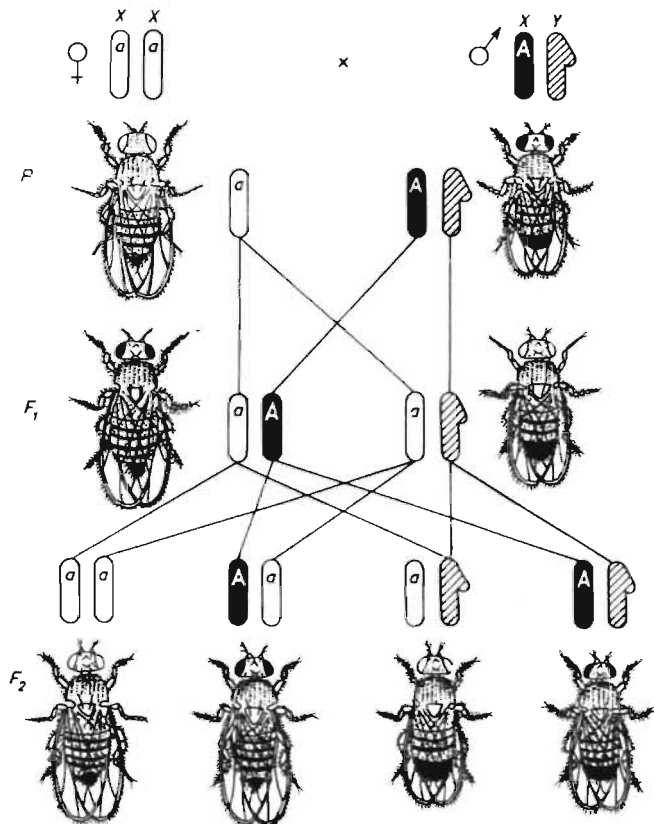
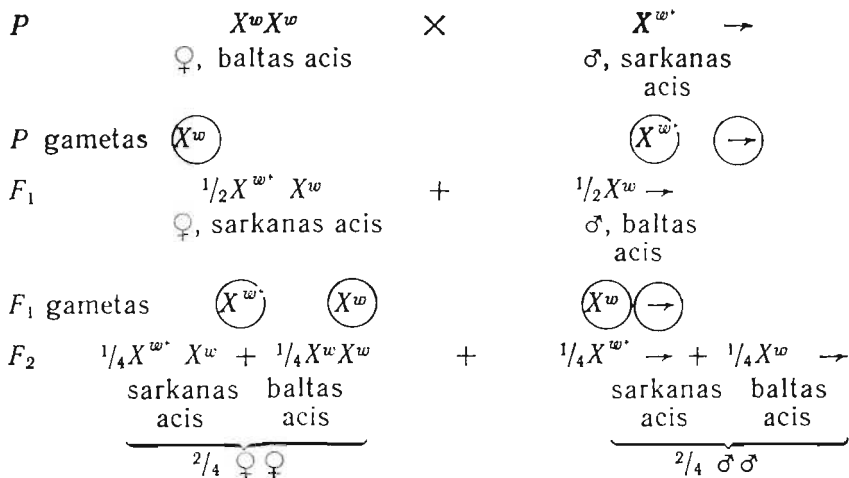
Lai pierādītu, ka gēns, kas nosaka acu krāsu drozofilai, atrodas X hromosomā, tika veikta reciprokā krustošana starp vecākiem, kas atšķiras pēc acu krāsas. Drozofilu tēviņiem Y hromosomā nav gēnu (tā sastāv no heterohromatīna), tādēļ krustošanas shēmās to apzīmē ar vienpusēju bultiņu. T. Morgana eksperimenta shēma bija šāda:





3.2. att. Acu krāsas iedzimšana drozofilai. Recesīvā alēle atrodas tēviņa X hromosomā.

Ja recesīvā pazīme — baltas acis — bijusi tēviņam (heterogametiskajam dzimumam), F_1 paaudzē visiem īpatņiem ir dominantā pazīme — sarkanās acis un F_2 tie skaldās: $\frac{3}{4}$ ar dominantu pazīmi — sarkanām acīm — un $\frac{1}{4}$ ar recesīvo pazīmi — baltām acīm. Šī iedzimšana šķietami notiek pēc Mendēļa likumiem, taču faktiski visām F_2 paaudzes mātītēm ir tikai dominantā pazīme, bet no F_2 tēviņiem pusei ir dominantā un pusei — recesīvā pazīme (3.2. att.). Reciprokajā krustojumā, ja recesīvās pazīmes nesēja ir mātīte (homogametiskais dzimums), jau F_1 parādās t. s. krusteniskā iedzimšana — recesīvā pazīme izpaužas tēviņiem, bet dominantā — mātītēm; F_2 paaudzē gan tēviņu, gan mātīšu vidū novēro šādu fenotipisko skaldīšanos: $\frac{1}{2}$ ar dominantu pazīmi — sarkanām acīm un $\frac{1}{2}$ ar recesīvo pazīmi — baltām acīm (3.3. att.). Īpatnējā skaldīšanās

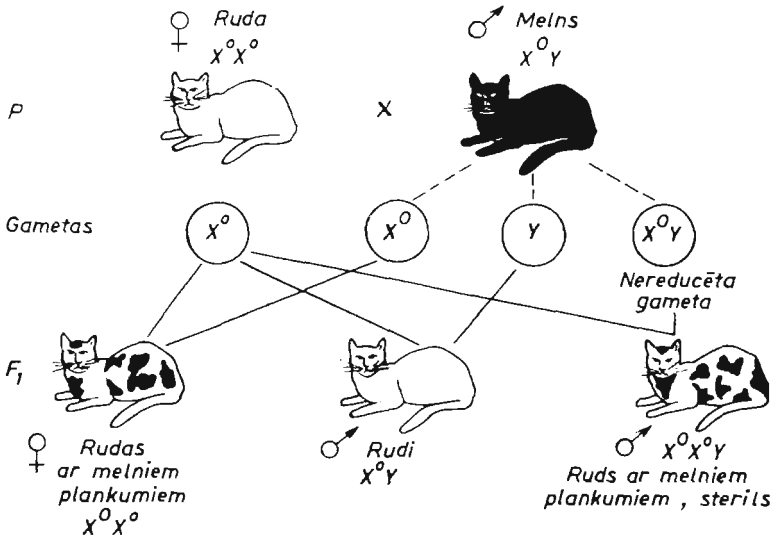


3.3. att. Acu krāsas iedzimšana drozofilai. Recesīvā alēle atrodas mātītes X hromosomās.

rodas tāpēc, ka visus gēnus, kuri atrodas X hromosmā, tēviņi nes tikai vienas alēles veidā. Šādus individuus sauc par hemizigotām. Hemizigotiskā stāvoklī vienmēr izpaužas arī recesīvās alēles darbība. Tādējādi pazīmes, kuru gēni atrodas X hromosomā, iedzimst atkarībā no indivīda dzimuma. Tādas pazīmes sauc par ar dzimumu saistītām pazīmēm. Arī cilvēkam ir apmēram 150 ar dzimumu saistītās pazīmes, piemēram, daltonisms (nespēja atšķirt zaļo krāsu no sarkanās) un hemofilija (asins nesarecēšana). Šo pazīmju izpausme ir atkarīga no recesīviem gēniem. Tā kā cilvēkam, tāpat kā drozofilai, heterogametisks ir vīrišķais dzimums, tad šīs pazīmes biežāk izpaužas vīriešiem, bet to gēnus saviem dēliem var nodot fenotipiski veselas heterozigotiskas sievietes.

Ja heterogametisks ir sievišķais dzimums, X hromosomas gēni arī iedzimst saistīti ar dzimumu, taču šajā gadījumā recesīvās pazīmes novērojamas galvenokārt sievišķā dzimuma pēcnācējiem. Piemēram, gailiem ir dzimumhromosomas XX , bet vistām — XY vai, pēc dažu autoru domām, XO (jo punktveidīgā Y hromosoma praktiski nav atšķirama no vistu daudzajām punktveidīgajām autosomām). Tādēļ, pārojot svitrainu vistu (dominanta, ar dzimumu saistīta pazīme) ar melnu gaili (recesīva pazīme), visi viņu svitrainie pēcnācēji būs gaili, bet melnie — vistiņas.

To, ka ar dzimumu saistītie gēni tiešām atrodas X hromosomā, papildus pierāda arī tie gadījumi, kad organisms ir saņēmis nenormālu dzimumhromosomu komplektu. Tā, piemēram, mājas kaķim X hromosomā ir gēns O — o , kura alēle O nosaka melnu apmatojumu



3.4. att. Plankumainības iedzimšana kaķiem normālas mezozes gadījumā un spermatozoīda dzimumhromosomu nenormāla komplekta gadījumā.

(OO), bet o — rudu (oo). Abas alēles ir kodominantas: heterozigotām Oo ir melni un rudi plankumi. Individīdi ar melniem un rudiem plankumiem ir tikai kaķenes ($X^O X^o$), bet runči var būt vai nu melni ($X^O Y$), vai rudi ($X^o Y$). Ļoti reti ir sastopami runči ar melniem un rudiem plankumiem, kas šķietami liecina pret pazīmes saistību ar dzimumu. Izpētot šo indivīdu kariotipu, izrādījās, ka tiem ir neparastas dzimumhromosomas (XXY) un tie ir arī neauglīgi (3.4. att.).

Ir tādi gēni, kas atrodas tikai Y hromosomā. To kontrolētās pazīmes novēro tikai heterogametiskajam dzimumam. Ja heterogametisks ir vīrišķais dzimums, pazīmes sauc par holandriskām. Akvārija zivij gupijai *Poecilia reticulata* ir zināmi vismaz 18 holandriski gēni (*M, I, Sa, Bp, Fil* u. c.), no kuriem atkarīgi dažādas krāsas plankumi uz tēviņa ķermeņa un spurām; mātītēm šie plankumi nekad neparādās, un viņas šos gēnus arī nenodod pēcnācējiem. Cilvēkam holandrisko gēnu ir ļoti maz, to skaitā ir gēns *TDF* un viens no gēna *HY* regulatorgēniem (sk. 3.4.2. nod.). Beidzot, daži gēni atrodas kā X, tā Y hromosomā. Pazīmes, kuras nosaka šie gēni, sauc par ar dzimumu daļēji saistītām pazīmēm. Starp šādiem gēniem var notikt krustmija arī heterogametiskajam dzimumam, un tā kā tie abu dzimumu indivīdiem ir vienādā alēļu skaitā (pa divām), tad tie iedzimst tāpat kā autosomālie gēni (piemēram, daži no gēniem, kas nosaka cilvēkam krāsu redzi).

3.3. DZIMUMA IEROBEŽOTĀS PAZĪMES UN NO DZIMUMA ATKARĪGĀS PAZĪMES

Šķirtdzimuma sugām ir daudzas pazīmes, kuras izpaužas tikai viena dzimuma īpatņiem. Piemēram, govju pienīgums vai vistu dējība ir atkarīga no gēniem, kuri ir gan tēviņiem, gan mātītēm. Šie gēni var atrasties gan autosomās, gan dzimumhromosomās, taču darbojas tikai sievišķajiem īpatņiem, veidojot primārās un sekundārās dzimumpazīmes. Dažādu šķirņu (genotipu) gupijām, cīnītāzivīm tēviņi savstarpēji atšķiras ar krāsojumu un spuru formu, bet mātītēm šādu atšķirību nav. Mātes ir ļoti līdzīgas viena otrai, lai gan to genotipā (X hromosomās un autosomās) ir dekoratīvo pazīmju gēni (*El, Lu, So, Ni* u. c.). Dzimuma ierobežotās pazīmes pēcnācējiem var nodot abi dzimumi.

No dzimuma atkarīgajām pazīmēm pieskaita tādas, kuru dominēšanas raksturs heterozigotās un daļēji arī fenotipiskā izpausme homozigotās atkarīga no indivīda dzimuma. Piemēram, agra matu izkrišana cilvēkam ir atkarīga no autosomāla gēna alēles, kura ir dominantā vīriešiem un recesīva sievietēm, tāpēc arī heterozigotiskiem vīriešiem mati pastiprināti izkrit, bet sievietēm — ne. Bez tam šī alēle arī homozigotiskā stāvoklī sievietēm izpaužas daudz vājāk nekā vīriešiem. Līdzīgi izpaužas arī tolība aitām un liellopiem (sk. 2.4. nod.).

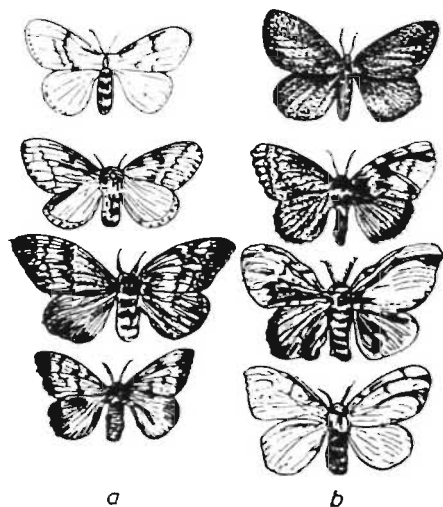
3.4. DZIMUMA NOSACĪŠANAS ĢENĒTISKAIS PAMATS

Dzimuma nosacīšanas hromosomālās teorijas pirmajos pastāvēšanas gados tika izvirzīta šāda problēma: vai dzimums tiešām atkarīgs no dzimumhromosomām, vai arī tās ir uzskatāmas par dzimuma indikatoriem šūnas līmenī, par sekundārajām dzimumpaazīmēm?

3.4.1. DZIMUMA NOSACĪŠANAS LIDZSVARA TEORIJA

Jau 1911. gadā R. Goldšmits, krustojot nepāra zīdvērpēja *Lymantria dispar* Eiropas rasi ar Japānas rasi, novēroja, ka pēcnācējos bez normāliem tēviņiem un mātītēm sastopami arī interseksi — īpatņi, kuru primārās un sekundārās dzimumpaazīmes veido starpformu starp vīrišķo un sievišķo tipu (3.5. att.). Eiropas rases mātītes krustojot ar Japānas rases tēviņiem, F_1 paaudzē normālu mātīšu vietā parādījās tikai sievišķā tipa interseksi (mātītes ar vīrišķām pazīmēm). Pēc R. Goldšmita teorijas, katrs organisms ir ģenētiski biseksuāls, jo abiem dzimumiem ir vieni un tie paši gēni, taču vīrišķajiem un sievišķajiem indivīdiem ir atšķirīga šo gēnu skaitliskā attiecība un darbības intensitāte. Kā visiem tauriņiem, arī nepāra zīdvērpēja mātītēm dzimumhromosomas ir XY, bet tēviņiem XX. Y hromosomā tāpat atrodas gēni, kas izraisa sievišķā dzimuma attīstību, bet X hromosomā gēni, kas izraisa vīrišķā dzimuma attīstību.

Vairojoties rases robežās, Y hromosomas gēnu ietekme ir stiprāka par X hromosomas gēnu ietekmi, tāpēc XY indivīdi ir mātītes. Japānas rasei gan X, gan Y hromosomā acīmredzot atrodas gēni ar spēcīgāku iedarbību, tāpēc indivīdi ar Japānas izcelsmes X hromosomu un Eiropas izcelsmes Y hromosomu un Eiropas izcelsmes Y hromosomu neattīstās par normālām mātītēm, bet tikai par intersekiem ar sievišķo pazīmju pārsvaru.



3.5. att. Nepāra zīdvērpējs *Lymantria dispar*:

a — normāla mātīte, zem tās — sievišķā tipa interseksi, b — normāls tēviņš, zem tā — vīrišķā tipa interseksi.

P	$X_E Y_E$	\times	$X_J X_J$
	Eiropas rases ♀		Japānas rases ♂
F_1	$X_E Y_J$		$X_J Y_E$
	♂, ♂		normāli interseksi

R. Goldšmita eksperiments parādīja, ka organismiem ir potenciālas iespējas abu dzimumu attīstībai, t. i., tie ir biseksuāli, bet dzimumu nosaka gēnu darbības līdzsvars X un Y hromosomās.

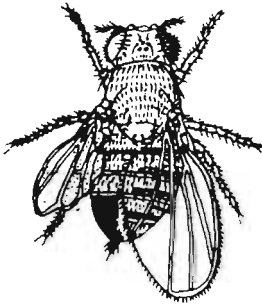
Sakarību starp hromosomu komplektu un dzimuma nosacīšanu tālāk izpētīja K. Bridžess. 1921. gadā nāca klajā viņa darbs par triploidālu ($3n$) drozofilas mātīšu pēcnācēju dzimumu. Triploidālām drozofilas mātītēm hromosomu komplektā ir 12 hromosomas: pa trim homologiskajām hromosomām normālo divu vietā. Formulas veidā to var pierakstīt šādi: $XXX+AAA$ (ar A apzīmētas autosomas). No šādu mātīšu veidotajām olšūnām tikai $1/16$ ir normālas, haploidālas ($n=4$) un $1/16$ ir diploidālas ($2n=8$), bet pārējās $14/16$ olšūnu satur dažādu hromosomu skaitu no 5 līdz 7. Šādām olšūnām apaugļojoties ar normāliem spermatozoidiem ($n=4$), kuri nes X vai Y hromosomu, veidojas zigotas ar dažādu hromosomu skaitu. Daļa no šīm zigotām nebija dzīvotspējīgas. Starp atlikušajām izcēlās t. s. pārmātītes — mātītes, kurām ir normāls diploidāls autosomu skaits, bet trīs X hromosomas ($XXX+AA$) un pārtēviņi — ar XY dzimumhromosomām un triploidālu autosomu komplektu ($XY+AAA$). Abu šo veidu indivīdi bija ar hipertrofētām attiecīgā dzimuma pazīmēm, bet sterili un ar samazinātu dzīvotspēju. Ieguva arī dažādu veidu interseksus, kuriem bija triploidāls autosomu skaits, bet divas X hromosomas ($XX+AAA$). Indivīdi, kam bija diploidāls autosomu skaits, bet dzimumhromosomas XXY ($XXY+AA$) attīstījās kā mātītes. Šie rezultāti apkopoti tabulā 3.2.

3.2. tabula

Attiecība starp X hromosomu un autosomu skaitu triploidālo drozofilas mātīšu pēcnācējos

Dzimumtips	Genotipa formula	X hromosomu un autosomu attiecība
Pārmātīte	$XXX+AA$	1,5
Triploidāla mātīte	$XXX+AAA$	1,0
Diploidāla mātīte	$XX+AA$	1,0
Diploidāla mātīte ar Y hromosomu	$XXY+AA$	1,0
Intersekss	$XX+AAA$	0,67
Tēviņš	$XY+AA$	0,5
Pārtēviņš	$XY+AAA$	0,33

Balstoties uz šiem pētījumiem, K. Bridžess izvirzīja dzimuma nosacīšanas līdzsvara teoriju — organisms ir potenciāli biseksuāls, tas var attīstīties vīrišķā vai sievišķā virzienā. Drozofilai šis virziens ir atkarīgs no daudziem gēniem. Autosomās atrodas vīrišķo dzimumu noteicošie gēni, bet X hromosomā — sievišķā dzimuma gēni. Y hromosomai šeit nav nozīmes, drozofilai tā satur tikai tēviņa fertilitātes gēnus. Dzimums atkarīgs no attiecības jeb līdzsvara starp



3.6. att. Drozofilas bilatērs ginandromorfs. Zigota bijusi heterozigotiska pēc baltas acu krāsas un mazu spārnu gēna, bet pirmās dalīšanās laikā vienā no blastomēriem nozaudēta X hromosoma ar abām dominantajām alēlēm. Rezultātā mušas ķermeņa kreisā puse ieguvusi tēviņa pazīmes (pievērsiet uzmanību mušas vēderam!), bez tam te parādījušās abas recesīvās alēles.

X hromosomu skaitu un homologisko autosomu skaitu. Ja šī attiecība ir 1,0 vai augstāka, attīstās mātīte. Ja tā ir 0,5 vai zemāka, attīstās tēviņš. Ja attiecība ir starp 1,0 un 0,5, veidojas interseksi.

Vēlāk iegūtas arī drozofilas ar hromosomu formulu $XO+AA$. Tie bija tēviņi, lai gan sterili. Iegūta arī autosomāla mutācija *tra* (angļu *transformed* — pārveidots). Homozigotas *tra tra* ir tikai tēviņi. Mušas ar mātīšu normālo hromosomu komplektu (XX), bet kurām ir mutācija *tra tra*, fenotipiski ir sterili tēviņi (sterilitāte rodas tādēļ, ka nav Y hromosomas).

Drozofilām ir izpētīti arī indivīdi, kuriem kāda ķermeņa daļa ir ar tēviņa pazīmēm, bet pārējais ķermenis — ar mātītes pazīmēm. Šādus individus sauc par ginandromorfiem. To «sievīšķie» ķermeņa rajoni šūnu kodolos satur dzimumhromosomas XX , bet «vīrišķie» — tikai vienu X hromosomu, otra X hromosoma zudusi zigotas agrās dalīšanās laikā. Tas īpaši labi parādās gadījumos, kad indivīds bijis heterozigotisks pēc X hromosomas gēniem (3.6. att.).

Citām dzīvnieku un augu sugām dzimums arī ir atkarīgs no hromosomām, taču sakarība var būt ļoti daudzveidīga. Spulgotnēm *Melandrium* dzimumu nosaka galvenokārt X un Y hromosomu skaitliskā attiecība; autosomām dzimuma noteikšanā nozīmes nav. Laputīm *Aphidodea* un dažiem citiem kukaiņiem dzimums atkarīgs no dzimumhromosomas zaudēšanas. Laputu mātītes (no dzimumhromosomām XX) vasarā vairojas partenogēnētiski (mejozē nenotiek redukcijas dalīšanās), bet rudenī daļā no šādām partenogēnētiskajām diploidālajām olām tiek nozaudēta viena X hromosoma, un no tās attīstās tēviņi (XO). Mātītēm rudenī notiek redukcijas, dalīšanās, rodas haploidālas olšūnas ar vienu X hromosomu, notiek mejoze arī tēviņiem, bet tikai pusei no spermatozoīdiem ir X hromosoma (pārējiem ir tikai autosomas). Spermatozoīdi, kuros nav X hromosomas, iet bojā. Apaugļošanās rezultātā rodas t. s. ziedojošās olas, kurās ir divas X hromosomas, un no tām izšķiļas tikai mātītes. Bitēm, jātnieciņiem un citiem plēvspārņiem tēviņi izveidojas no neapaugļotām olām, tiem mejozē nenotiek reduktīvā dalīšanās. Ir pierādīts, ka jātnieciņiem *Habrobracon* dzimuma nosacīšanas gēns ir ar daudzām alēlēm. Mātīte attīstās tikai tad, ja olšūna apaugļojas un ja šīs gēns ir heterozigotiskā stāvoklī. No neapaugļotas olšūnas, kurā ir tikai viena alēle, attīstās normāls tēviņš. Ja apaugļojoties gēnā, kas nosaka dzimumu, nokļūst vienādas alēles, veidojas dzīvotnespējīgs vai sterils tēviņš (sk. arī 2.7.1. nod.).

P	$\text{♀ } a_1 a_2$	\times	$\text{♂ } a_3$
P gametas	a_1 a_2		a_3
F_1	bez apaugļošanās: a_1 (♂) a_2 (♂) ar apaugļošanos: $a_1 a_3$ (♀), $a_2 a_3$ (♀).		

3.4.2. DZIMUMA NOSACĪSANA UN DIFERENCIĀCIJA ZIDĪTĀJIEM

Cilvēkam un citiem zidītājiem vīrišķā dzimuma attīstībai ir nepieciešama (un pietiekama) Y hromosomas klātbūtne šūnās. Dzimuma diferenciācijā, t. i., dzimumatšķirību veidošanā, zidītājiem jāatšķir divi posmi: primārā jeb gonadālā diferenciācija un sekundārā jeb somatiskā diferenciācija. Nevienam no šiem posmiem nevar uzskatīt par pilnīgi izpētītu. Gonadālo diferenciāciju ietekmē proteīni, kurus regulē Y hromosomas gēns TDF (testis diferenciācijas faktors) un kodē autosomāls gēns $H-Y$ (histo- Y), sadarbojoties ar citiem regulētājorgāniem, kuri atrodas autosomās un arī X hromosomā. $H-Y$ antigēns atrodams uz visu to šūnu virsmas, kurās ir Y hromosoma. Tā eksistenci pierāda fakts, ka inbredu līniju pelēm sekmīgi var pārstādīt ādu no mātītes mātītei, no tēviņa tēviņam un no mātītes tēviņam, taču no tēviņa mātītei ādas pārstādīšana neizdodas antigēna $H-Y$ dēļ, pret kuru mātītes organismā rodas antiķermeņi. $H-Y$ antigēni pelēm konstatēti jau 8 blastomēru stadijā. $H-Y$ antigēna vienīgā funkcija ir ierosināt dziļā indiferentā dzimumdziedzera attīstību par sēklinieku. Cilvēkam šis process sākas dziļā 7. attīstības nedēļā, kad dziļā garums ir 13 mm. Ja Y hromosomas dziļim nav, no 8. nedēļas tam sāk attīstīties olnīca. Cilvēkiem ar dzimumhromosomām XO un XXX attīstās sievišķās dzimumpazīmes, bet XXY un $XXXY$ — vīrišķās.

Sekundārā dzimuma diferenciācija ir gonādu attīstības sekas. Sēklinieks producē t. s. antimillera hormonu jeb χ (hī) faktoru (tas izraisa Millera vadu atrofiju) un steroīdos hormonus (testosteronu un dihidrotestosteronu), kuru ietekmē veidojas vīrišķā dzimumsistēma. Ja steroīdo hormonu nav, attīstība notiek sievišķajā virzienā. Vēl viens ar X hromosomu saistīts gēns tfm^+ kodē steroīdo hormonu receptoru, proteīnu, kurš atrodams visu vīrišķo (XY) un sievišķo (XX) organismu šūnu plazmā. Šis receptors saistās ar testosteronu (efektora molekula); izveidojies komplekss iekļūst kodolā un, pieslēdzoties promoteram, aktivizē gēnus, kuri atbild par vīrišķo dzimumpazīmju attīstību. Gēna tfm mutācija, kuras rezultātā tfm proteīns nespēj saistīties ar testosteronu, cilvēkam izraisa t. s. testikulāro feminizāciju: organismā ir sēklinieki, izdalās testosterons, taču attīstība iet sievišķajā virzienā. Šādiem īpatņiem olvadi un dzemde tomēr neattīstās, jo to attīstību bloķē χ faktors, kuru izdala sēklinieks.

Ja organismā neizdalās χ faktors, Millera vadi paliek, un no tiem veidojas sievišķā dzimumsistēma.

3.5. DZIMUMU SKAITLISKĀS ATTIECĪBAS

Vairumam šķirtdzimuma organismu dzimuma nosacīšanas ģenētiskais mehānisms nodrošina zigotu skaitlisko attiecību pēc dzimuma 1 : 1. Tā ir primārā dzimumu attiecība. Organismu attīstības laikā šīs attiecības vietā var rasties cita — sekundārā dzimumu attiecība, kad izveidojas viena dzimuma īpatņu pārsvars. Parastākais tā cēlonis ir dažādā mirstība, sākot jau no dīgļa attīstības agrīnajām stadijām. Cilvēkam sekundārā dzimumu attiecība jaundzimušajiem ir 106 zēni pret 100 meitenēm, bet turpmāk vīrišķā dzimuma pārsvars aizvien samazinās, līdz 70 gadu vecumā šī attiecība ir tikai 0,7 : 1. Zināmas ir arī ģimenes, kurās vairāku paaudžu laikā dzimuši tikai zēni vai arī tikai meitenes. Arī dzīvniekiem sekundārā dzimumu attiecība var stipri atšķirties no attiecības 1 : 1, it īpaši epigāmiskajiem organismiem, bet dažkārt arī singāmiskajiem organismiem, piemēram, mārītēm *Adalia*. Tām atklātas beztēviņu līnijas. Kā pierāda J. Lūša pētījumi, šīm līnijām mārīšu populācijās ir pielāgošanās nozīme, lai nodrošinātu optimālu pēcnācēju skaitu. Arī drozofilām ir konstatētas beztēviņu līnijas. Šajā gadījumā ir pierādīts, ka drozofilu hemolīmfā mīt sika *Treponema* ģints spiroheta, kas izraisa tikai vīrišķā dzimuma dīgļu bojāeju. Vīrišķā dzimuma dīgļu bojāeju kontrolē arī daži kodola gēni. Dzimumu attiecību var mainīt arī ģenētiskie faktori. Daži citoplazmas vai kodola gēni kukurūzas vienmājas augus pārvērš par divmāju augiem, jo pārtrauc vai nu skaras, vai vāļītes attīstību. Šie novērojumi rāda, ka ir iespējams pārmainīt dzimumu skaitlisko attiecību 1 : 1.

Ilgus gadus tiek pētītas lauksaimniecības dzīvnieku dzimumu skaitliskās attiecības regulēšanas iespējas. Daudzos gadījumos būtu izdevīgāk iegūt vairāk vīrišķo indivīdu (palielinātai gaļas produkcijai), citos — sievišķos (piena, olu ražošanai). Šim nolūkam tiek izmēģinātas dažādas metodes.

1. Ar lauksaimniecības dzīvniekiem tiek veikti eksperimenti, lai sadalītu spermu vājas līdzstrāvas laukā. Pie anoda pulcējas $\frac{2}{3}$ spermatozoīdu ar Y hromosomu, bet pie katoda — ar X hromosomu. Spermatozoīdiem ar Y hromosomu ir nedaudz mazāka masa nekā ar X hromosomu, tādēļ tos var atdalīt, arī nogulsnējot vai centrifugējot. Tomēr visi šie paņēmieni nedod dzimumu skaitlisko attiecību lielāku par 7 : 3.

2. Pēdējos gados tiek mēģināta apaugļotu olšūnu pārstādīšana blastulas stadijā. Pie tam ar mikromanipulatoru var atdalīt dažas šūnas no blastulas un, izdarot dzimumhromatīna analīzi, noteikt dīgļa dzimumu (vīrišķajiem dīgļiem dzimumhromatīna šūnu kodos nav). Šādi eksperimenti veikti trušiem un govīm.

3. Ir tītaru un vistu šķirnes, kurās samērā bieži sastopama neapaugļotu olu partenogēnētiska attīstība (1—4% gadījumu). Mākslīgās izlases rezultātā izdevies šo spontānās partenogēnēzes biežumu palielināt līdz 40%. Visi izšķīlušies partenogēnētiskie putni ir tēviņi, jo putniem mātītes ir heterogametiskas (XY). Partenogēnēze notiek, divkāršojoties haploidālajam olšūnas hromosomu komplek-

tam, pie tam dīglis ar XX hromosomām ir vīrišķā dzimuma, bet dīglis ar YY hromosomām iet bojā.

4. Padomju ģenētiķis B. Astaurovs, ar $+46^{\circ}\text{C}$ augstu temperatūru apstrādājot neapaugļotas mīkleņu zīdvērpēja olas, izraisīja to partenogēnētisku attīstību bez mejozes, pie tam visi pēcnācēji bija mātītes (XY), ģenētiski pilnīgi līdzīgas mātei. Ar šo paņēmieni ātri var pavairot izcilākās zīdvērpēja šķirnes. B. Astaurovam izdevās panākt arī zīdvērpēja androgēnētisko vairošanos: olšūnas kodolu iznīcināja apstarojot, pēc tam, apaugļojoties olšūnai ar vairākiem spermatozoīdiem, divu spermatozoīdu kodoli saplūst un no olas attīstās vīrišķā dzimuma kāpurs, kas ģenētiski pilnīgi līdzīgs tēvam. Partenogēnēze mākslīgi iegūta arī pelēm, atdzesējot neapaugļotas olšūnas; šajā gadījumā visi pēcnācēji ir mātītes (XX).

5. Dažām zivju un abinieku sugām ir samērā viegli panākt ģenētiskā dzimuma pārmaiņšānu, mazuliem izēdinot dzimumhormonu preparātus. Arī vistām mēģināja injicēt olās sievišķo hormonu diētīlstilbestrolu, taču novirzi sievišķā dzimuma virzienā te izdevās iegūt tikai embrionālajā stadijā, turpretī cāļi pilnīgi atguva vīrišķā dzimuma pazīmes.

6. Samērā labus rezultātus dod fizioloģiskās metodes dzimumu attiecības pārmaiņšānā. Cūkām un govīm šī attiecība atkarīga no mātīšu apsēklošanas laika attiecībā uz ovulācijas iestāšanos. Apsēklojot meklēšanās sākumā, t. i., vairākas stundas pirms ovulācijas, Y hromosomu nesošie spermatozoīdi ātrāk izlieto savus enerģijas resursus, jo ir kustīgāki, tāpēc X hromosomu nesošie spermatozoīdi izrādās pārsvarā un dzimst vairāk sievišķo pēcnācēju. Ja apsēklošana sakrīt ar ovulācijas momentu, kustīgākajiem Y tipa spermatozoīdiem ir lielākas iespējas apaugļot olšūnu, un dzimst vairāk vīrišķo pēcnācēju.

7. Perspektīva šķiet imunoloģiskā metode. Imunizējot zīdītāju mātīti ar antigēniem, ko satur X (vai Y) spermatozoīdi, viņai var izveidot antiķermeņus pret tiem. Rezultātā nenotiks XX (vai XY) zigotu implantācija. Pret noteiktu spermatozoīdu (X vai Y) tipu var izveidot arī monoklonālās antivielas, ar kuru palīdzību attiecīgā veida spermatozoīdus var inaktivēt.

3.6. AĻĢU, SĒŅU UN VIENSŅU DZIMUMISKĀS VAIROŠANĀS ĪPATNĪBAS

Daudziem organismiem nav tipiska dzimumiskā vairošanās ar gametogēnēzi un apaugļošanas. Lai šādi organismi saglabātu sugas iedzimstošās mainības rezervi, tiem izveidojušies dažādi vairošanās veidi, kuru rezultātā var notikt ģenētiskā materiāla rekombinācija tāpat kā dzimumiskās vairošanās gadījumā.

Vienšūnas aļģe *Chlamydomonas* dzimumiski vairojas kopulētot — saplūstot diviem haploidāliem īpatņiem. Šie īpatņi atšķiras ģenētiski un bioķīmiski, un tos apzīmē kā «*mt+*» un «*mt-*» formas (angļu *mating type* — dzimumtips). Apaugļošanās rezultātā izvei-

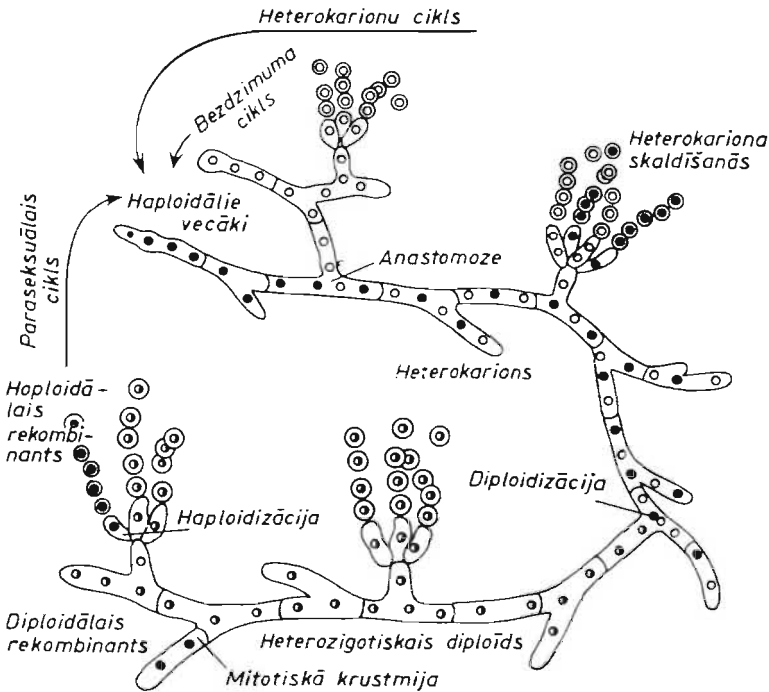
dojas diploidālā zigota, kura pēc mejozes dod četras haploidālas šūnas: divas mt^+ un divas mt^- šūnas, t. i., dzimumu attiecību 1:1. Taču bez tam gan mt^+ , gan mt^- tipa šūnas atšķiras pēc dzimuma vērtības. Jebkura šūna var kopulēt ar jebkuru pretējās zīmes šūnu, un tāpat var kopulēt divas šūnas ar vienādu zīmi, ja tās atšķiras pēc dzimuma vērtības. Nekopulē vienādas zīmes un vērtības šūnas. Līdzīgs mehānisms konstatēts arī daudzām pelējumsēnēm un raugiem. Parādību, kad sugas robežās pastāv nevis divi dzimumi, bet vairākas ģenētiski atšķirīgas dzimumformas, kas spēj piedalīties dzimumiskās vairošanās procesā tikai noteiktās kombinācijās, sauc par relatīvo seksualitāti. Konstatēts, ka aļģu kopulācija notiek speciālu vielu — gamonu ietekmē. «+» šūnas izdala gamonas, kas pievelk «-» šūnas, bet «-» šūnu izdalītās gamonas aktivizē «+» šūnas, liek tām nomest viciņas un piestiprināties. Relatīvā seksualitāte atkarīga no citas vielu grupas — termonām.

Labi ir izpētīta dzimumu nosacīšana raugiem. Haploidālās rauga šūnas kopulē tikai tad, ja pieder dažādiem dzimumtipiem. Dzimumtipus var uzskatīt par vīrišķā un sievišķā dzimuma analogiju. Homotalliskajos celmos kopulācija notiek starp viena celma šūnām, ja tās atšķiras pēc dzimumtipa, bet heterotalliskajos celmos — tikai starp dažādu celmu un dažādu dzimumtipu šūnām. Dažādos dzimumtipus apzīmē ar α un a . Dzimumtipi var pārmainīties abos virzienos: $\alpha \rightleftharpoons a$. Heterotalliskajiem celmiem tas notiek ar biežumu — apmēram 10^{-6} uz šūnu paaudzē. 1971. gadā T. Ošima un I. Takano izteica domu, ka dzimumtipu maiņas cēlonis ir α un a gēnu transpozīcija. 1977. gadā I. Herškovičs izvirzīja dzimumtipu maiņas «kašešu» hipotēzi. *Saccharomyces* ģints raugu trešajā hromosomā zināmā atļālumā viens no otra atrodas lokusi *HMLa* un *HMRA* (angļu *homothallic left*, *homothallic right* — homotalliskais kreisais, homotalliskais labais). Tajos atrodas nefunkcionējošie («klusējošie») dzimumtipu gēni, kurus sauc arī par α un a informācijas kasetēm. Katrā kasetē ir divas attiecīgā gēna kopijas. Starp kasetēm atrodas lokuss *MAT* (angļu *mating type* — dzimumtips). Retumis viena no gēna a vai a kopijām pārvietojas uz lokusu *MAT*. Šeit tā pārvēršas par aktīvu, transkribējošu gēnu. Šūnas dzimumtips izveidojas atkarībā no tā, vai *MAT* lokusā nokļūst *HMLa* vai *HMRA*. Pašā lokusā *HMLa* un *HMRA* paliek vēl viena α vai a gēna kopija. Parasti α un a gēna transpozīcija notiek ar biežumu 10^{-6} uz šūnu paaudzē. Ja rauga genomā ievada gēnu *HO* (angļu *homothallic* — homotallisks), tad α vai a transpozīcijas biežums sasniedz gandrīz 100%. Gēns *HO* kodē saitspecifisku transpozāzi. Sākas saitspecifiskā rekombinācija, heterotalliskais celms pārvēršas par homotallisku celmu. Tādējādi raugu dzimuma nosacīšanas pamatā ir genoma lokālas pārveides sakarā ar hromosomālo α un a gēnu saitspecifisku transpozīciju.

Bazīdiju sēnei *Aleurodiscus* ir četri dzimumi, kas atkarīgi no diviem gēnu pāriem ($A-a$ un $B-b$). Diploidālie augļķermeņi vienmēr ir diheterozigotas pēc abiem gēniem $AaBb$. Mejozē tiem veidojas četri haploidālu sporu tipi: AB , Ab , aB un ab . No tām attis-

tās haploidāli micēliji, bet savstarpēji saplūst un izveido auglķermeņus spēj tikai tādi, kas atšķiras pēc abiem gēniem, t. i., AB ar ab un Ab ar aB . Šādas sēnes ar četriem dzimumtipiem sauc par tetrapolārām sēnēm.

Dažām sēnēm līdzās normālajam dzimumprocesam notiek t. s. paraseksuālais cikls, kas arī nodrošina gēnu rekombināciju. Paraseksuālais cikls notiek kodolu mitotiskās dalīšanās laikā. Pirmais to novēroja G. Pontekorvo 1952. gadā sēnei *Aspergillus nidulans*. Tās veģetatīvās šūnas parasti ir haploidālas ($n=8$), diploidāla ir tikai zigota. Audzējot kopā divus celmus, to hifas saplūst. Ja celmi ir ģenētiski atšķirīgi, piemēram, satur gēnus $AB C$ un $ab c$, izveidojas šūna ar dažādiem kodoliem — heterokarioms. Retumis heterokariona haploidālie kodoli savstarpēji saplūst, veidojot diploidālu, heterozigotisku micēliju — $\frac{ABC}{abc}$. Tā ir micēlija diploidizācija. Diploidālais stāvoklis sēnei *A. nidulans* ir nestabils, un sākas diploidālā micēlija haploidizācijas process: mitozes laikā tai vai citai hromosomai nepārdalās centromēra, tādēļ abas hromatīdas nokļūst vienā meitšūnā, bet otrā meitšūnā paliek par vienu hromosomu mazāk. Šāds process atkārtojas, kamēr kodolā paliek haploidālais hromosomu komplekts ($n=8$). Tā kā abu izejas celmu hro-



3.7. att. Nepilnīgi pazīstamo sēņu *Penicillium* dzīves cikls.

mosomas var nozaudēt ar vienādu varbūtību, tad pēc haploidizācijas var veidoties jauns hromosomu sastāvs, piemēram, AB_c vai ab_C . Haploidizācija noved pie veselu hromosomu rekombinācijas, tādējādi imitējot mejozes procesu. Paraseksuālais cikls atklāts arī daudzām citām sēnēm — *Penicillium* (3.7. att.), *Ustilago*, *Fusarium*, *Puccinia*. Sevišķi nozīmīgs tas ir nepilnīgi pazīstamajām sēnēm, kurām tas ir vienīgais ģēnu rekombinācijas veids.

Ipatnēja ir infuzoriju dzimumiskā vairošanās. Infuzorijas vairojas galvenokārt bezdzimumiski (daloties) un dod ģenētiski identisku īpatņu kopumus — klonus. Taču retumis starp divām infuzorijām notiek konjugācija: tās salīp ar mutēm, katrā no tām notiek mejoze. No izveidojušajiem četriem haploidālajiem kodoliem trīs iet bojā, bet palikušais vēlreiz dalās mitotiski divos identiskos pronukleļos, un tad abi konjuganti savstarpēji apmainās ar vienu no pronukleļiem. Konjugācijas rezultātā abu ekskonjugantu ģenotipi kļūst pilnīgi vienādi. Konjugācija nenotiek haotiski — viena klona robežās infuzorijas nekonjugē. Arī dažādu klonu indivīdi konjugē tikai tad, ja šie kloni pieder dažādiem dzimumtipiem. Infuzoriju dzimumtipi faktiski nav seksualitāte — infuzorijām nevar izdalīt «vīrišķos» un «sievišķos» īpatņus, jo konjugējot notiek pronukleļu līdzvērtīga apmaiņa. Dažādie dzimumtipi veido grupas pa 2—8, — singēnus. Katra infuzoriju suga sadalās daudzās (līdz 20) singēnos. Konjugācija var notikt tikai viena singēna robežās, bet starp dažādiem dzimumtipiem. Singēnu ģenotipi tādējādi ir savstarpēji pilnīgi izolēti, un tos uzskata par bioloģiskajām dvīņu sugām, kas morfoloģiski nav atšķiramas. Infuzoriju konjugācijas pamatā ir skropstiņu salīpšana, kura notiek ļoti precīzi, pēc principa «antigēns—antiviela». Dzimumtipi konstatēti sugām *Paramecium aurelia*, *Tetrahymena pyriformis*, *Glaucoma scintillans*.