

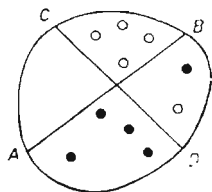
5. CITOPLAZMATISKĀ IEDZIMTĪBA

Lai gan kodolam neapšaubāmi ir galvenā loma iedzimtās informācijas nodošanā, tomēr vairākas eikariotu organisma pazīmes nosaka gēni, kas atrodas ārpus kodola. Iedzimtību, ko nosaka citoplazmā lokalizētie gēni, sauc par citoplazmatisko iedzimtību.

5.1. PLASTĪDU GĒNI

1908. gadā K. Korens, pētot naktsskaistules raiblapainības iedzimšanu, un E. Baur, pētot pelargonijas un lauvmutītes raiblapainību, savstarpēji neatkarīgi konstatēja, ka lapu baltie plankumi neiedzimst pēc Mendela likumiem. Ja mātesaugam ir vienkrāsainas, zaļas lapas, bet tēvaugam — raibas, visi pēcnācēji pirmajā un visās turpmākajās hibrīdu paaudzēs ir ar vienkrāsainām lapām. Ja mātesaugam ir raibas lapas, bet tēvaugam — vienkrāsainas, jau pirmajā hibrīdu paaudzē parādās pēcnācēji gan ar zaļām, gan raibām, gan pilnīgi baltām lapām. Šādu skaldīšanos novēroja arī raiblapaina auga pēcnācējos pēc pašapputes. Pie tam pazīmes neskaldās noteiktās skaitliskās attiecībās. Ir zināms, ka auga embrijs citoplazmu saņem no olšūnas, spermijš tajā citoplazmu neienes, tātad arī hloroplastus, kuri nespēj veidot hlorofilu, augam var nodot tikai olšūna. E. Baurš secināja, ka raiblapaino augu olšūnās ir divu veidu proplastīdas: normālas, no kurām vēlāk veidojas hloroplasti ar hlorofilu, un anomālas, kurās hlorofils nevar sintezēties. Katrā auga embrija šūnā ir samērā nedaudz proplastīdu. Šūnai daloties, citoplazmas struktūras pa meitšūnām sadalās neregulāri. Tāpēc dažās meitšūnās nejauši var izrādīties tikai normālās proplastīdas, citās — tikai anomālās, vēl citās var būt abu veidu proplastīdas (5.1. att.). No šīm šūnām attīstās attiecīgi augi ar zaļām, baltām vai raibām lapām vai dzinumiem. Tādējādi raiblapainie augi būtībā ir himēras, jo sastāv no ģenētiski atšķirīgu šūnu sajaukuma (5.2. att.). Plastīdu īpašības atkarīgas no gēniem, kurus satur plastīdu DNS.

Hloroplasts satur 20—80 apļveida DNS molekulas. To skaits ir atkarīgs no auga sugas un šūnas vecuma — vecākās šūnās DNS molekulu ir



5.1. att. Normālo un mutanto proplastīdu nejauša sadalīšanās mitozes laikā. Ja fragmenti veidojas pa līniju AB, vienā meitšūnā nokļūst tikai mutantās proplastīdas (nosacīti attēlotas bezkrāsainas), bet otrā meitšūnā — gan mutantās, gan normālās proplastīdas (nosacīti attēlotas tumšas). Ja fragmenti veidojas virzienā CD, vienā meitšūnā nokļūst jauktas proplastīdas, bet otrā — tikai normālas.



5.2. att. Tomāta lapa ar baltiem plankumiem.

mazāk. Variē arī hloroplastu DNS molekulas lielums — dažādām augu sugām tas var būt no 120 000 bp līdz 200 000 bp.

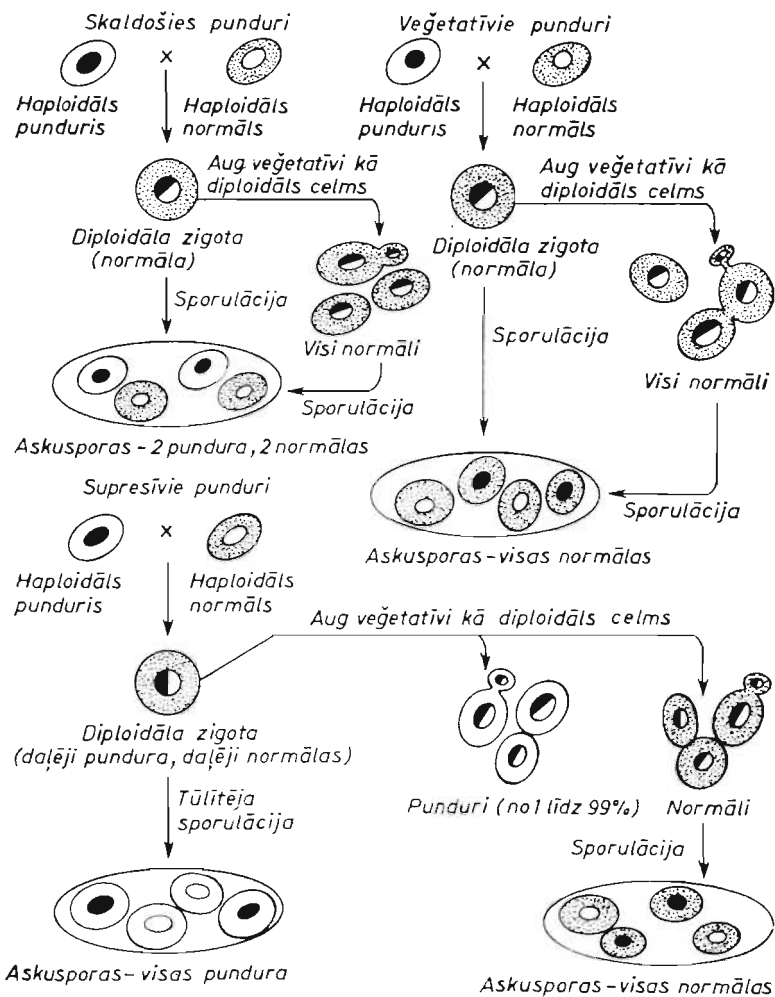
Hloroplasts ir relatīvi autonomš organoīds un satur savu ģenētiskās informācijas realizēšanas sistēmu, kas būtiski atšķiras no šūnas transkripcijas un translācijas sistēmas. Piemēram, hloroplastu ribosomu īpašības ir daudz līdzīgākas prokariotu nekā eikariotu ribosomu īpašībām. Atšķirīga ir arī hloroplastu tRNS struktūra. Ribosomālās RNS gēni aizņem apmēram 8000 bp hloroplasta DNS un 30—40 tRNS gēni — apmēram 10 000 bp. Atlikušie

100 000 bp var kodēt vismaz 50 proteīnus. No tiem dažādos hloroplastos identificēti 15—39 proteīni. Pārējos hloroplasta proteīnus, kuru minimālais skaits ir vairāki simti, kodē šūnas kodola gēni. Pie tam raksturīgi, ka daudzus hloroplasta fermentu kompleksus veido kā organoīdu, tā arī nukleāro gēnu produkti. Piemēram, CO₂ saistīšanas galvenā fermenta ribulozes-1,5-difosfātkarboksilāzes lielo apakšvienību kodē hloroplasta DNS, bet mazo — kodola DNS. Līdzīgi ATF sintētāzes kompleksā no tā 9 apakšvienībām tikai 3 kodē hloroplasta DNS. Hloroplasta ribosomālās RNS kodē organoīda ģenoms, bet vairumu ribosomālo proteīnu — kodola DNS. Piemēram, miežiem ir atklāti 86 dažādi kodola gēni, kas kontrolē hloroplastu veidošanos dažādos biosintēzes posmos. Kodola gēnu un plastīdu gēnu mijiedarbības dēļ raiblapainība augiem dažkārt iedzimst visai sarežģīti.

Aļģu *Chlamidomonas* šūnu vienīgajā hloroplastā apļveida DNS molekula satur ģenus, kas nosaka izturību pret streptomcīnu un vairākiem citiem medikamentiem, arī pret paaugstinātu temperatūru un citiem nelabvēlīgiem faktoriem.

5.2. MITOHONDRIJU ĢĒNI

1949. gadā B. Efrusi, pētot maizes raugu *Saccharomyces cerevisiae*, atklāja mutantus ar elpošanas nepietiekamību, kas veido tikai sīkas kolonijas — pundurkolonijas. To šūnas dalās ļoti lēni, jo nesatur daudzus elpošanas cikla fermentus — citohromu a un b, citohromoksidāzi u. c. Enerģiju šīs šūnas iegūst, anaerobi fermentējot glikozi līdz etilspirtam. Izrādās, ka šādu pundurkoloniju raugu mitohondriālajā DNS ir delēcijas un krasi palielināts A-T nukleotīdu pāru daudzums. Tas, ka pundurkoloniju veidošanās ir saistīta ar mitohondriālās DNS (mtDNS) pārmaiņām, liecina, ka normālu šūnu elpošanu kontrolē gēni, kas atrodas mitohondrijos. B. Efrusi atklātās rauga pundurformas vairojas veģetatīvi un saglabā raksturīgo



5.3. att. Maizes rauga *Saccharomyces cerevisiae* normāla celma un dažādu pundurcelmu krustošanas rezultāti. Paskaidrojumi tekstā.

fenotipu. Tās nespēj veidot sporas, tādēļ tika nosauktas par «veģetatīvajiem punduriem». Savstarpēji krustojot normāla un «veģetatīvā pundura» haploidālus celmus un analizējot iegūto diploidālo zigotu (5.3. att.), izrādījās, ka ir divi «veģetatīvo punduru» veidi — neitrālie un supresīvie. Zigota abos gadījumos ir normāla, taču neitrālo «veģetatīvo punduru» hibrīdiem, veidojoties sporām vai arī diplofāzei vairojoties veģetatīvi, elpošanas nepietiekamība nekad vairs neparādās. Šiem punduriem nav mtDNS un mitohondriju. Kodola gēni abiem vecāku celmiem ir bijuši normāli, un, saplūstot to

citoplazmām, sajaucas arī mitohondriji. Normālo mitohondriju pilnīgi pietiek, lai nodrošinātu šūnu elpošanu gan diplofāzē, gan visās tālākajās paaudzēs. Supresīvo «veģetatīvo punduru» hibrīdiem visas sporas dod pundurus, bet, ja diplofāze vairojas veģetatīvi, tās pēcnācēju vidū parādās 1—99% punduru (analoģiski augu raiblapainības iedzimšanai). Supresīvajiem «veģetatīvajiem punduriem» mtDNS ir, bet ar pārmainītu sastāvu. Šeit parādās mitohondriju gēnu epistātiskā iedarbība attiecībā pret kodola gēniem.

B. Efrusi ir atradis vēl vienu rauga pundurformu. Krustojot to ar normālu raugu, izrādījās, ka iegūtajai diploidālajai zigotai raksturīga normāla elpošana, taču pēc sporulēšanas katrā askā tikai divas no četrām sporām veidoja normālas kolonijas, bet pārējās divas — pundurkolonijas. Skaldīšanās dēļ šo celmu iesauca par «skaldošos punduri». Šāda iedzimšana pierāda, ka šinī gadījumā fenotips ir atkarīgs no recesīvā kodola gēna (r). «Skaldošos punduru» mitohondriji ir normāli. Krustojot «skaldošos punduri» (r) ar «veģetatīvo punduri» (r^+), diplofāzei (rr^+) raksturīga normāla elpošana, jo «veģetatīvajam pundurim» kodola gēns r^+ , kas kontrolē mitohondriju darbību, ir normāls. Šī dominantā gēna klātbūtne heterozigotā ļauj darboties normālajiem mitohondrijiem, ko saturējusi «skaldošā pundura» citoplazma, bet kuri tajā bijuši inaktivēti recesīvā kodola gēna darbības dēļ. Heterozigotai sporulējot, no katras sporas tetrādes četrām sporām izaug divas haploidālas rauga kolonijas, kurām raksturīga normāla elpošana (r^+) un divi «skaldošie punduri» (r). Šis eksperiments pierāda, ka starp kodola un mitohondriju gēniem pastāv mijiedarbība.

Vēlākajos pētījumos noskaidrojās, ka mitohondrijos, tāpat kā plastīdās, ir apļveida DNS molekulas. Parasti viens mitohondrijs satur 5—10 šādas DNS molekulas. Nereti tās sastopamas katenānu formā. Atšķirībā no hloroplastiem, kuru DNS lielums dažādos augos svārstās relatīvi šaurās robežās (120—200 kbp), dažādu organismu mtDNS novēro daudz lielākas atšķirības (5.1. tab.).

Dzīvnieku šūnu mtDNS ir relatīvi maza un var kodēt tikai dažus desmitus proteīnu. Pārējos mitohondrija proteīnus, kuru skaits

5.1. tabula

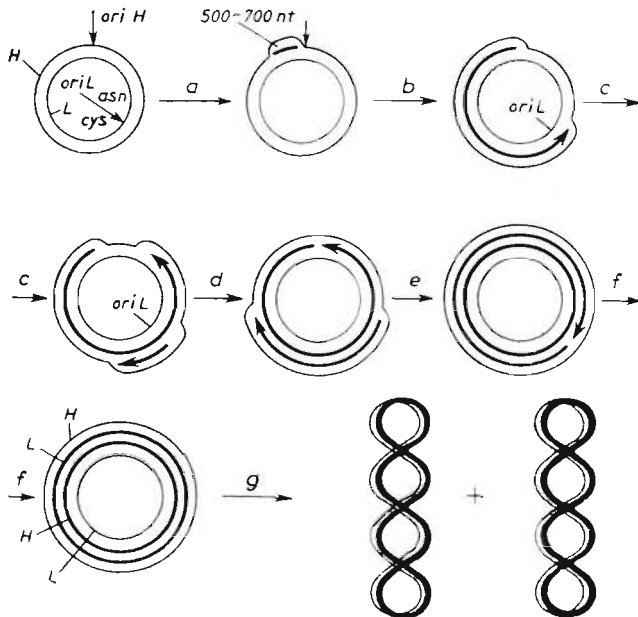
Dažādu organismu grupu
mitohondriālo DNS īpašības

Organismu grupa	DNS garums (bp)	DNS struktūra	Īpašības
Dzīvnieki Augstākie augi	15 000—20 000 250 000—2 × 10 ⁶	Apļveida Apļveīda vai lineāra	Sugu specifiskas Variabls garums pat vienā šūnā
Protozoji	30 000—60 000	Apļveida vai lineāra	Variabls garums starp sugām; sugu specifiskas
Sīksēnes	20 000—1 000 000	Apļveida	Sugu specifiskas

ir apmēram 300, kodē šūnas kodola gēni. Piemēram, cilvēka mtDNS satur 16569 bp un kodē divas rRNS (12S un 16S rRNS), 22 dažādas tRNS un 13 proteīnus.

Mitochondriji satur autonomu ģenētiskās informācijas realizēšanas sistēmu, kas ievērojami atšķiras no šūnas transkripcijas un translācijas sistēmas. Ģenētisko informāciju satur abi mtDNS pavedieni, smagais H (satur relatīvi daudz G-C pārus) un vieglais L (satur vairāk A-T pārus nekā H virkne). Katrs no tiem transkribējas par nepārtrauktu RNS molekulu, kura jau transkripcijas laikā procesējas par rRNS, tRNS un mRNS. Mitochondrija ribosomās, kas atšķirībā no citoplazmatiskajām ribosomām satur tikai 2 veidu rRNS, mRNS translējas pēc ģenētiskā koda, kas atšķirīgs no citoplazmatisko ribosomu ģenētiskā koda. Tomēr kopējs mitochondriālais ģenētiskais kods neeksistē (dažādiem eikariotiem tas var būt atšķirīgs). Mitochondrijiem novēro tikai novirzes no šūnas universālā ģenētiskā koda. Piemēram, cilvēka un citu zīdītāju mitochondrijos universālā koda terminējošais kodons UGA kodē triptofānu, izoleicīna kodons AUA kodē metionīnu, bet arginīna kodoni AGA un AGG kopā ar UAA un UAG (zīdītāju mitochondrijos) funkcionē kā terminējošie kodoni. Savukārt sēņu mitochondrijos universālā koda leicīna kodons kodē treonīnu (zīdītāju mitochondrijos — leicīnu), bet AGA un AGG — arginīnu.

Atšķirīgs ir arī mtDNS replikācijas mehānisms (5.4. att.). Katrs no mtDNS pavedieniem replicējas atsevišķi, no sava replikatora (ori). Vispirms no oriH uz L virknes 500—700 nt garā iecirknī



5.4. att. Mitochondriālās DNS replikācijas shēma.

sintezējas komplementāra DNS, kas izspiež no DNS dubultspirāles sākotnējo H virkni un veido aizvietošanas cilpu, kas sastāv no 3 DNS pavedieniem (5.4. att. a). No šī DNS fragmenta kā iniciatora mitohondriālās DNS polimerāzes (DNS polimerāzes γ) klātbūtnē sintezējas jauna H virkne, izspiežot jau esošo. Pēc tam kad no DNS dubultspirāles atbrīvots L virknes ori (5.4. att. b), kas atrodas starp tRNS^{Cys} un tRNS^{Asn} gēniem, uz izspiestās sākotnējās H virknes iesākas jaunas L virknes sintēze, turpinoties H virknes sintēzei (5.4. att. c). H virknes sintēze beidzas pie iniciatora (5.4. att. d), kur DNS ligāze saslēdz jaunsintezēto H virkni cikliskā molekulā (5.4. att. e). Turpinās L virknes sintēze, kas arī nobeidzas ar DNS galu saslēgšanu (5.4. att. f). Jāievēro, ka faktiski mtDNS replikācija notiek superspiralizētas DNS veidā. Topoizomerāze II superspiralizē arī jaunsintezētās DNS dubultspirāles (5.4. att. g).

mtDNS replikācija notiek relatīvi lēni un ilgst apmēram vienu stundu. Tikpat ilgu laiku aizņem jaunsintezētās DNS superspiralizēšana. Rezultātā mtDNS replicējas apmēram 200 reizu lēnāk nekā prokariotu DNS un apmēram 20 reizu lēnāk nekā eikariotu hromosomālā DNS. Mazāka ir arī mtDNS replikācijas precizitāte. To izskaidro ar mitohondriju vāji attīstīto DNS reparācijas sistēmu. Šī iemesla dēļ, piemēram, diviem dažādiem cilvēkiem atšķirīgas mtDNS bāzes atrod vidēji ik pēc 250 nt, kas ir apmēram 10 reizu vairāk nekā hromosomālajai DNS. Vēl lielākas atšķirības mtDNS organizācijā ir atrastas starp dažādu taksonomisko vienību eikariotiem. Piemēram, drozofilas mtDNS ir lielāka nekā zīdītājiem, apmēram 20 000 bp gara. Papildu secība sastāv galvenokārt no AT bagātiem DNS iecirkņiem, kuru bioloģiskā funkcija nav zināma. Tomēr gēnu sakārtojums zīdītāju un drozofilu mtDNS ir vienāds. Turpretim sēņu mitohondriālo gēnu sakārtojums ir atšķirīgs un mtDNS lielums ir variabls. Piemēram, *Saccharomyces cerevisiae* mtDNS satur 74—82 kbp, *S. pombe* — 7—20 kbp, *Aspergillus* — 29—36 kbp, *Neurospora* — 60—73 kbp. Vēl izteiktākas variācijas novēro augu mtDNS. Bez tam vienam un tam pašam augam mtDNS molekulas var būt dažāda lieluma.

Dažiem organismiem mitohondriju genoms sastāv no lineāras DNS. Lineārs mitohondriju genoms atrasts *Candida rhagii*, *Paramoecium aurelia*, *Tetrahymena pyriformis*, *Chlamydomonas reinhardtii*. To struktūra, ģenētiskās kartes un replikācija ievērojami atšķiras no cikliskajām mtDNS. Mitohondriju gēnu mutācijas aprakstītas ne tikai raugiem, bet arī neirosporai, paramēcijai, arī cilvēka un peles audu kultūru šūnām.

5.3. NESKAIDRI CITOPLAZMATISKĀS IEDZIMTĪBAS GADĪJUMI

Bez aprakstītajiem piemēriem, kuros pazīmes citoplazmatiskās iedzimtības mehānisms ir pierādīts, eksistē gadījumi, kad citoplazmatiskā iedzimtība ir neapšaubāma, taču nav noskaidrots, kāda

struktūra nes iedzīmstošo informāciju. Šādu parādību novēroja R. Mihaeliss (Vācija) divu kazrožu sugu (*Epilobium hirsutum* un *E. luteum*) reciproko krustojumu pēcnācējos. Ņemot par mātesaugu *E. hirsutum*, F_1 augi bija nīkulīgi, ar steriliem ziedputekšņiem. Ja mātesaugi ir *E. luteum*, F_1 augi ir gandrīz normāli attīstīti un auglīgi. Šīs atšķirības atkarīgas no citoplazmas, kuru kazrozēm ienes tikai olšūna. Acīmredzot *E. hirsutum* citoplazma ir vairāk specializēta, un tās gēni nevar darboties saskaņā ar *E. luteum* kodola gēniem. Hibrīdus atkārtoti krustojot ar vecākformām 25 paaudzū laikā, R. Mihaeliss pierādīja, ka citoplazmas gēni paaudzū maiņā paliek stabili. Šie eksperimenti liecina, ka dažādām sugām ir ar īpašu gēnu komplektu (plazmonu) specializēta citoplazma. Plazmons darbojas saskaņoti ar kodola gēniem (genomu).

5.4. CITOPLAZMATISKĀ VĪRIŠKĀ STERILITĀTE

Ilgus gadus ar kādu noteiktu šūnas struktūru neizdevās saistīt arī citoplazmatisko vīrišķo sterilitāti (CVS). Tā ir parādība, kad divdzimumu ziedos vai vienmājas augiem vīrišķajos ziedos vīrišķie ģeneratīvie orgāni ir sterili, bet sievišķie orgāni ir normāli attīstīti un pēc svešapputes dod normālas sēklas. Citoplazmatisko vīrišķo sterilitāti atklāja K. Korenss 1904. gadā pupumētrai *Satureja hortensis*. Vēlāk to konstatēja liniem un sīpoliem, bet 1931. gadā M. Rodss (ASV) un neatkarīgi no viņa 1932. gadā M. Hadžinovs (PSRS) aprakstīja CVS kukurūzai. Tieši šā auga CVS tika vissīkāk izpētīta un ir devusi vislielāko ekonomisko efektu.

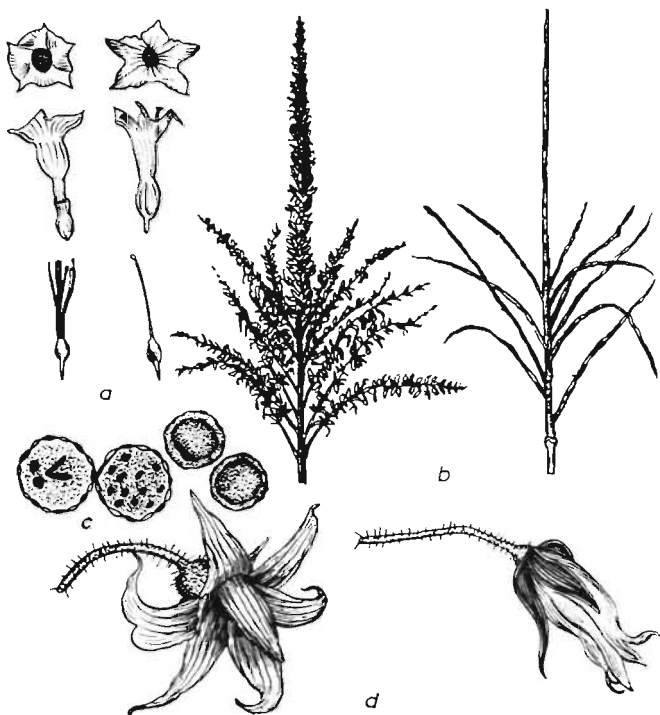
Pašreiz CVS ir konstatēta visām kultūraugu sugām. Tā var izpausties dažādās formas (5.5. att.).

1. Vīrišķie ģeneratīvie orgāni, putekšņnīcas nemaz neattīstās (tabakai, sīpoliem).

2. Putekšņnīcas attīstās, bet ir tukšas vai ar dzīvotnespējīgiem putekšņiem (kukurūzai — t. s. Teksasas tipa CVS, cukurbietēm).

3. Putekšņnīcās izveidojas normāli putekšņi, bet putekšņmaciņi neuzplīst (kukurūzai — t. s. Moldāvijas tipa CVS, cukurbietēm, tomātiem).

Citoplazmatisko vīrišķo sterilitāti var noteikt gan kodola gēni vieni paši, gan arī citoplazmā esošie faktori, taču visbiežāk nepieciešama genoma un plazmona sadarbība. Pētījumi ar kukurūzu parādīja, ka, ja augus, kuriem ir CVS, apputeksnē ar normālu augu putekšņiem, visiem pēcnācējiem ir CVS, lai arī cik paaudzēs atkārtotu šo krustojšanu. Ja izdodas panākt, ka indivīds ar CVS apaugļo normālu mātesaugu (piemēram, atverot neuzplīsušos putekšņmaciņus), pēcnācējiem CVS netiek nodota. Tādējādi CVS iedzīmst tikai pa mātes līniju un to nosaka tieši citoplazmatiskie faktori. To pierāda arī novērojums, ka CVS kukurūzai saglabājas pat tad, ja vairākkārtīgas krustojšanas rezultātā visas desmit vīrišķi sterilā mātesauga hromosomas ir aizstātas ar tēvauga hromosomām. Šādi pēcnācēji pēc visām pazīmēm (izņemot CVS) atbilst normālajai

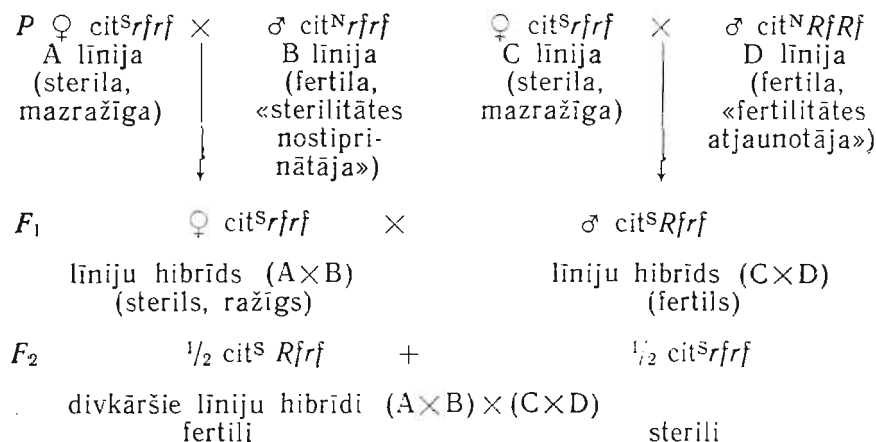


5.5. att. Citoplazmatiskās vīrišķās sterilitātes formas:

a — normāls tabakas zieds (pa kreisi) un viendzimuma zieds bez putekšņnicām, b — normāla kukurūzas vīrišķā ziedkopa (pa kreisi) un sterila ziedkopa ar tukšām putekšņnicām, c — normāli cukurbiēšu ziedputekšņi (pa kreisi) un sterili, d — normāls tomāta zieds (pa kreisi) un zieds, kam neuzplīst putekšņmāciņi.

tēvauga linijai, un līdz ar to tos sauc par šīs fertīlās līnijas sterīlajiem analogiem. CVS izraisītājs faktors ilgu laiku nebija zināms, taču astoņdesmitajos gados ir pierādīts, ka kukurūzai un cukurbietēm CVS izraisa īpaša plazmīda, kas brīvā veidā atrodas mitohondrijos vai citoplazmā. Ja šī plazmīda integrējas ar mitohondrija DNS, vīrišķā fertilitāte augam atjaunojas. Kodolā ir speciāli gēni — fertilitātes atjaunoņāji. Tie katrs iedarbojas tikai uz noteikta tipa CVS. Kukurūzai šos gēnus apzīmē $Rf-rf$. Gēna dominantā alēle atjauno vīrišķo fertilitāti, bet recesīvā alēle homozigotiskā stāvoklī $rf\ rf$ ļauj izpausties citoplazmatiskajai sterilitātei. Ja citoplazmā nav sterilitātes faktora, augs ar genotipu $rf\ rf$ ir fertils. Citoplazmu ar sterilitātes faktoru apzīmē cit^S , bet normālo — cit^N . Tādējādi CVS attīstās tikai augiem ar iedzimto konstitūciju $cit^S\ rf\ rf$, turpretī $cit^S\ Rf$ — vai $cit^N\ rf\ rf$ ir fertili. Vienas sugas īpatņiem var būt vairāki nealēliski Rf gēni, katram no tiem ir specifiska iedarbība. Piemēram, kukurūzai gēni Rf_1 un Rf_2 atjauno fertilitāti Teksasas tipa citoplazmā, bet gēns Rf_3 — Moldāvijas tipa citoplazmā.

CVS plaši izmanto kukurūzas sēklaudzēšanā, jo tā ļauj atbrīvoties no darbietilpīgās vīrišķo ziedkopu izlaušanas mātesaugiem. Lai iegūtu hibrīdus, pamīšus ar tēvaugu rindām sēj mātesaugu rindas. No mātesauga ievāktās sēklas noteikti ir hibrīdās sēklas. Hibrīdisko augu ražīgums ir līdz 30% augstāks nekā vislabākajām parastā tipa šķirnēm (sk. 9.3. nod.). Tā kā mātesaugi ir homozigotiskas līnijas, kas izveidotas atkārtotas piespiedu pašapputes rezultātā, tiem ir zema auglība (iegūst maz sēklu). Arī sēklu pašizmaksa ir augsta. Tādēļ kukurūzas sēklaudzēšanā izmanto t. s. divkāršos hibrīdus, kurus iegūst, savstarpēji krustojot divus vienkāršos hibrīdus. Krustošānu veic tā, lai visiem mātesaugiem CVS izpaustos fenotipiski.



Tādējādi, audzējot divkāršos kukurūzas līniju hibrīdus, pusei no tiem ir CVS, taču graudu raža nesamazinās, jo apputei pietiek ar fertilo augu putekšņiem. CVS kukurūzai ir saistīta ar zemu augumu un lapu skaita samazināšanos (par 4%), bet ražība nesamazinās. Sliktos laika apstākļos tā ir pat augstāka nekā normālajiem augiem.

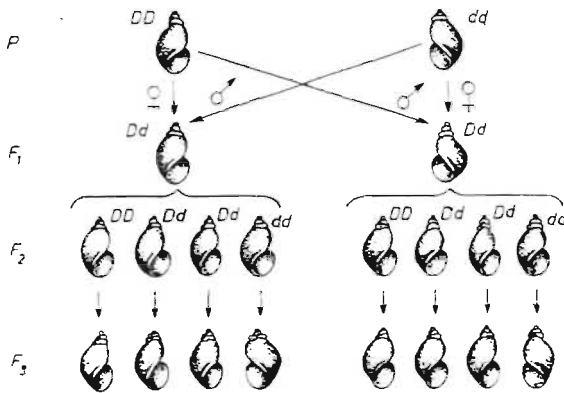
CVS plaši izmanto sīpolu, gurķu, tomātu, sorgo sēklaudzēšanā, lai iegūtu augstražīgu hibrīdu sēklas; pirmie panākumi ir gūti arī kviešu hibrīdisko sēklu sēklaudzēšanā. CVS izmanto arī selekcionāri, lai krustotu bietes, graudaugus un citus augus ar sīkiem ziediem, kuru kastrācija gandrīz nav iespējama.

Apskatot visus citoplazmatiskās iedzimtības veidus, jāsecina, ka visos gadījumos, kad citoplazmatiskās iedzimtības faktori ir noskaidroti, tie ir DNS molekulas. Šīs DNS molekulas principiāli neatšķiras no kodola gēniem, izņemot to, ka atrodas nevis kodolā, bet citoplazmas organeli (plastīdu un mitohondriju) hromosomās vai plazmīdās, un tādēļ pēcnācējiem tiek nodotas kopā ar citoplazmu.

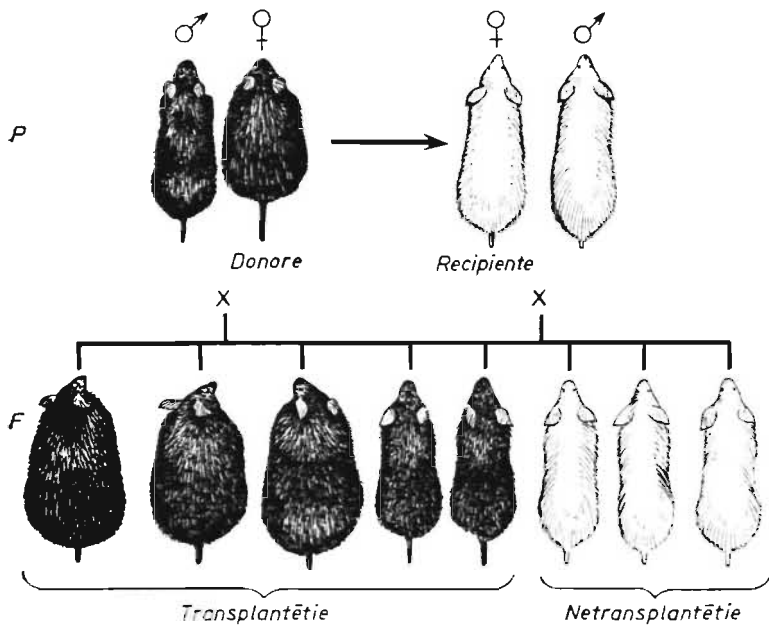
5.5. NEĪSTĀ CITOPLAZMATISKĀ IEDZIMTĪBA

No citoplazmas īpašībām var būt atkarīgas dažādas organisma attīstības īpatnības, kuras nevar uzskatīt par citoplazmatisko iedzimtību. Tāda, piemēram, ir citoplazmatiskā predeterminācija jeb mātes efekts. Tas faktiski ir kodola iedzimtības veids, kas jau pirms zigotas izveidošanās ar olšūnas citoplazmas starpniecību iepriekš nosaka (predeterminē) zigotas pazīmes. Dīļgliemežim *Limnaea peregra* čaula parasti ir savīta pa labi («labā vītne»), taču retumis sastop arī gliemežus, kuru čaula savīta pa kreisi («kreisā vītne»). Tā kā šie gliemeži ir hermafrodīti, starp diviem īpatņiem notiek savstarpēja apaugļošanās, un pēc tam katrs no tiem izdēj olas. Izrādās, ka abu formu reciprokie krustojumi atšķiras — no olām, ko izdējis gliemezis ar «labo vītņi», izšķiļas tikai pēcnācēji ar «labo vītņi», bet no olām, ko izdējis gliemezis ar «kreiso vītņi», — visi pēcnācēji ir ar «kreiso vītņi», t. i., šķietami iedzimst mātes pazīme (5.6. att.). F_1 hibrīdu pašapaugļošanās ceļā iegūst F_2 paaudzi, kurā visiem īpatņiem ir pa labi savīta čaula. No F_2 pašapaugļošanās ceļā iegūst F_3 paaudzi, kura skaldās attiecībā $3/4$ ar «labo vītņi» un $1/4$ ar «kreiso vītņi». Tātad iegūta monohibrīdiskā skaldīšanās attiecībā 3:1, taču nevis F_2 , bet F_3 paaudzē, turpretī F_2 paaudze ir vienveidīga.

Izrādās, ka čaulas savīšanās virziens ir atkarīgs no zigotas drostalošanās virziena (gliemežiem raksturīga spirāliskā drostalošanās). Kad zigota sāk drostaloties, blastomēri atdalās pa spirāli, kas sagriezusi uz labo vai uz kreiso pusi. Savukārt šis virziens atkarīgs no tā, kādā virzienā bijusi orientēta zigotas otrās dalīšanās vārpsta, bet savukārt šo orientāciju nosaka mātes gēnu ietekmē izveidojusies olšūnas citoplazmas struktūra. Tādējādi katra individa



5.6. att. Dīļgliemeža *Limnaea peregra* čaulas savīšanās virziena iedzimšana. Citoplazmatiskā predeterminācija. Gēns D nosaka vītnes labo virzienu, d — kreiso.



5.7. att. Apmatojuma krāsas un tauku uzkrāšanās spēju iedzimšana pelēm (embriju transplantācijas eksperimenti).

fenotips atbilst nevis viņa paša, bet gan viņa mātes genotipam, un Mendela likumu darbība novērojama ar vienas paaudzes nokavēšanasos.

Dažreiz olšūnas citoplazmas īpašības mainās tādēļ, ka ārvides faktori tieši ietekmē mātes gēnu darbību. To sauc par ontogēnētisko citoplazmas predetermināciju. Piemēram, slimām, novārgušām zīdītāju mātītēm dzimst sīkāki un vājāki pēcnācēji nekā veselām; no panīkušiem augiem iegūst sīkākas sēklas ar zemāku dīgtspēju nekā no normāliem. Šis novirzes izzūd, ja pēcnācējiem ir labvēlīgi dzīves apstākļi. Mātes organisma ietekme uz dažādu pazīmju veidošanos tiek pētīta ar embriju transplantācijas metodēm (5.7. att.). Pelēm ir recesīva mutācija, kuru nosaka gēns *Ob* — *ob*. Homozigotām uzkrājas taukaudi, un tās parasti ir sterilas. Tēviņiem fertilitāti var atjaunot, ja ierobežo barības devu, bet mātītēm —, ja lieto gonadotropos hormonus (izraisot ovulāciju). Melnu heterozigotisku tēviņu *Obob* sapāroja ar melnu homozigotisku mātīti *obob*. Apaugļotās olšūnas transplantēja gaišai mātītei, kuru vienlaicīgi sapāroja ar gaišu tēviņu. Attīstījās 8 pēcnācēji, no tiem 5 bija transplantētie un 3 pašas recipientes. Visiem transplantētajiem embrijiem bija normāls, melns apmatojums, 3 no tiem bija tukli un 2 — normāli. Tas atbilst sagaidāmajai 1:1 skaldīšanās attiecībai krustojumā *Obob* × *obob*. Tādējādi šajā gadījumā recipiente neietekmēja ne trans-

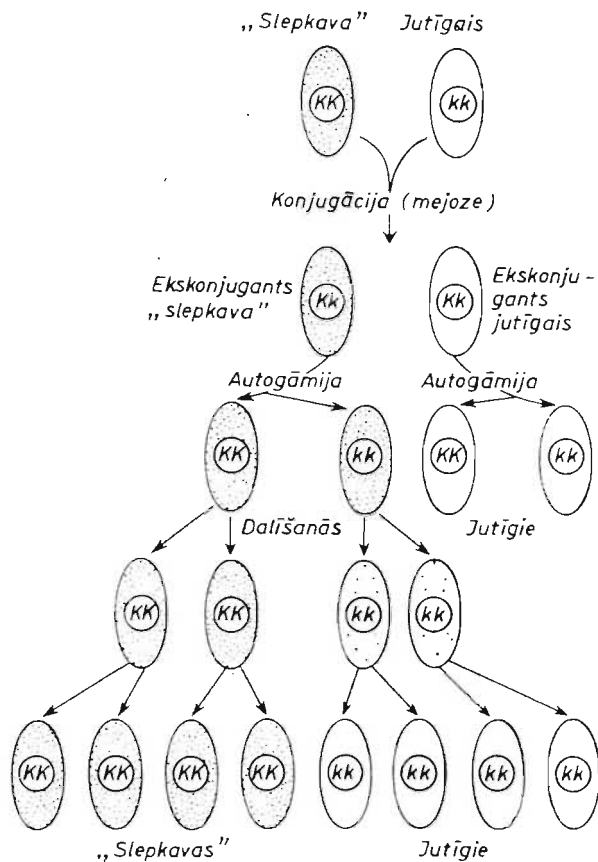
plantēto embriju apmatojuma pigmentāciju, ne arī fizioloģisko pazīmi — tuklumu. Arī viņas īstos pēcnācējus transplantētie embriji nebija ietekmējuši.

Ar citoplazmu no mātes organisma pēcnācējiem var nodot arī dažādus šūnas simbiontus vai parazītus un tādējādi imitēt citoplazmatisko iedzimtību. Šādus gadījumus sauc par infekciozo pārman- tošanu. Ir izaudzēta peļu līnija, kurā vairums dzīvnieku saslimst ar piena dziedzera vēzi. Šo īpašību nodod tikai mātītes. Izrādās, ka saslimšanu izraisa īpašs vīruss — «piena faktors», kurš no mātes pēcnācējiem tiek nodots zīdīšanas laikā ar pienu. Ja pelēnus no «vēža līnijas» kopš dzimšanas zīda normālu līniju mātītes, tie ar vēzi nesaslimst. Jūtība pret «piena faktoru» ir atkarīga no autosomāliem gēniem.

Infuzorijai *Paramecium aurelia* ir līnijas — «slepkavas», kurām citoplazmā ir īpašas κ daļiņas (kapa daļiņas); šīs daļiņas izdalās ārvidē, un dažu dienu laikā citas paramēcijas (no jutīgajām līnijām) aiziet bojā. Vidē tiek atrasta īpaša viela — paramecins. Pašas κ daļiņu nesējas no tā necieš. Pierādīts, ka κ daļiņas var saglabāties un vairoties infuzorijas citoplazmā tikai tad, ja tās kodolā ir trīs dominanti gēni: K , S_1 un S_2 . Ja kaut vienā no tiem ir recesīvā alēle homozigotiskā stāvoklī (kk , s_1s_1 vai s_2s_2), šīs daļiņas nespēj vairoties, un šāda infuzorija kļūst jutīga pret paramecīnu. Vairojoties bezdzimumiski (daloties), «slepkavas» rada tikai «slepkavas», jutīgās — tikai jutīgas. Īslaicīgi turot kopā jutīgās paramēcijas ar «slepkavām», starp tām var notikt konjugācija. Pēc konjugācijas abas šūnas (ekskonjuganti) kļūst ģenētiski vienādas.

	«slepkava» $KK S_1S_1S_2S_2$ mejoze	×	jutīgais $ks_1s_1s_2s_2$ mejoze
pronukleji	$KS_1S_2 + KS_1S_2$		$ks_1s_2 + ks_1s_2$
	apmaiņa ar pronuklejiem		
F_1	$KS_1S_2 + ks_1s_2$ $KkS_1s_1S_2s_2$ (ekskonjuganti) «slepkava»		$KS_1S_2 + ks_1s_2$ $KkS_1s_1S_2s_2$ jutīgais

Ja konjugācija ir īslaicīga, abu šūnu plazmas nesajaucas, un jutīgais partneris nesaņem daļiņas, tādēļ, neskatoties uz genotipu, nekļūst par «slepkavu». Šūnām ilgstoši konjugējot, κ daļiņas pāriet jutīgajā partnerī un sāk tajā vairoties, jo to pieļauj tā genotips $K-S_1-S_2-$ (5.8. att.). Pazīme «slepkava» šķietami tiek nodota ar citoplazmu, taču ir pierādīts, ka κ daļiņas nav paramēcijas organoīds, bet ir ļoti sika baktērija *Caedobacter taeniospiralis*. Tā dzīvo simbiozē ar infuzoriju, bet to var audzēt arī mākslīgā barotnē. Sa-



5.8. att. Jutības pret paramecinu iedzimšana infuzori-
jai *Paramecium aurelia*.

vukārt arī pati baktērija satur simbiontu — fāgu. Baktērijai nokļūstot jutīgās infuzorijas gremojamajā vakuolā, fāgs atbrīvojas, aktivizējas un tā vielmaiņas produkti nonāvē infuzoriju. Aprakstītajos gadījumos baktērijas vai vīrusi gan atrodami šūnas plazmā un tiek nodoti ar to, bet nav obligāta šo šūnu sastāvdaļa. Arī maizes rauga šūnā ir plazmidām līdzīgas divpavedienu RNS daļiņas VI un V2, kuras sauc par «slepkavu faktoriem». Šūnas, kurās ir abu veidu daļiņas, izdala indīgu vielu, kas nogalina citas šūnas, kurām nav V2 faktora. V2 replikācijai nepieciešama VI klātbūtne, bez tam abu faktoru replikāciju un stabilitāti šūnā ietekmē vairāki kodola gēni.

Jāpiebilst, ka dažos šķietamos CVS gadījumos arī ir pierādīta vīrusu infekcijas loma. Piemēram, petūnijas sterilitāti var pārnest potējot.

5.6. CITOPLAZMATISKĀS IEDZIMTĪBAS ĢENĒTISKĀ ANALĪZE

Lai uzzinātu, vai gēns atrodas kodolā vai citoplazmā, jāveic hibridoloģiskā analīze. Šim nolūkam, lai varētu izslēgt neīsto citoplazmatisko iedzimtību, vispirms vajadzīgas zināšanas par šūnas organoīdu morfoloģiju, ķīmisko uzbūvi, funkcijām un vairošanos.

Viena no citoplazmatiskās iedzimtības pētīšanas galvenajām metodēm ir mutāciju analīze. Citoplazmatiskās mutācijas sēnēm iegūst ar akridīna krāsvielu palīdzību, hlamidomonādai — ar streptomīcinu utt. Citoplazmatiskās mutācijas parādās daudz retāk nekā kodola mutācijas, jo citoplazmā parasti ir daudz viena veida organoīdu, un, ja arī kāds no tiem pārmainās, pārējie spēj nodrošināt normālas šūnas funkcijas. Bez tam pārmaiņas, kas rodas vienā no somatiskajām šūnām, kļūst novērojamas tikai tad, kad šūna devusi klonu. Tiešais citoplazmatisko mutāciju cēlonis var būt gan DNS pārmaiņa, gan DNS iecirkņa nozaudēšana. Krustojot citoplazmatiskos mutantus ar normāliem indivīdiem, var veikt hibrīdu ģenētisko analīzi. Drošākā citoplazmatiskās mutācijas pazīme ir iedzimšanas neatbilstība Mendēļa un Morgana likumiem, jo šie likumi izriet no hromosomu izturēšanās mejozē un apaugļošanās laikā. Jāpiezīmē, ka dažkārt tomēr lielas novirzes no šiem likumiem novēro tad, ja gēns gan atrodas kodolā, bet ir notikusi gēnu mijiedarbība, mitotiskā krustmija, gēna konversija vai hromosomu skaita pārmaiņa. Katrā gadījumā šīs iespējas jāpatur vērā un jāizslēdz. Citoplazmatiskajai iedzimtībai ļoti raksturīga ir gēnu nodošana pa mātes līniju, skaldīšanās neatkarīgi no kodola gēniem un Mendēļa un Morgana likumiem, kā arī skaldīšanās, somatiskajām šūnām mitotiski daloties. Visas šīs īpatnības saistītas ar citoplazmas organoīdu neregulāru sadalīšanos pa meitšūnām citokinēzes laikā, kā arī ar organoīdu lielo skaitu šūnā.