

Transmissiogenetiikka I. mendelistinen genetiikka

Historia: tiede kehittyy ihmisten toimesta

Yksinkertaiset periytymissäännöt

- Kokeelliset risteytykset
- Kantakirjat eli perhekaaviot

KytKentä ja kromosomiteoria

- Kromosomit annostelun perustana
- Kromosomien evoluutio ja merkitys, häiriöt

***Drosophila*-genetiikan ja geenien kartoituksen aikakausi**

- KytKentäkartoituksesta genomien sekvensointiin

Sukupuolen määräytyminen: esimerkki tieteen etenemisestä

Kvantitatiivinen genetiikka

Populaatiogenetiikka, evoluutio

**Mendel, G. (1865) *Versuche über Pflanzenhybriden*. -
Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn,
IV:3-47**

Gregor Johann Mendel (1822-1884) piti Brännin luonnontutkijain seurassa kahtena osana (8. helmikuuta ja 8. toukokuuta 1865) esitelmän, jonka painettu versio ilmestyi vielä samana vuonna.

Tulokset eivät herättäneet huomiota tieteellisessä maailmassa, mutta 35 vuoden kuluttua (1900) niiden varaan perustettiin ripeästi kokonainen uusi tieteenala.

Professori Petter **Portin** Turusta käänsi Mendelin kirjoituksen suomeksi. Se on julkaistu **Luonnon Tutkijan** lisäniteenä vuonna 1982



Mendelin piha (luostarin puutarha)
Brnossa Tsekin tasavallassa

Mendelin palvoja viisaa tälle
tulevaisuutta, jossa DNA on jo keksitty





Gregor Mendel keksi ja julkaisi genetiikan perusidean vuonna 1865, mutta genetiikka perustettiin silti vasta vuonna 1900



Kun mullistavan ja oikean teorian hoksaaminen ja käyttöönotto oli noin vaikeaa, kehittivät 1900-luvun alun geneetikot (joita olikin heti runsaasti) erityisen *mytologisen* historian selitelläkseen, mistä viivytys johtui

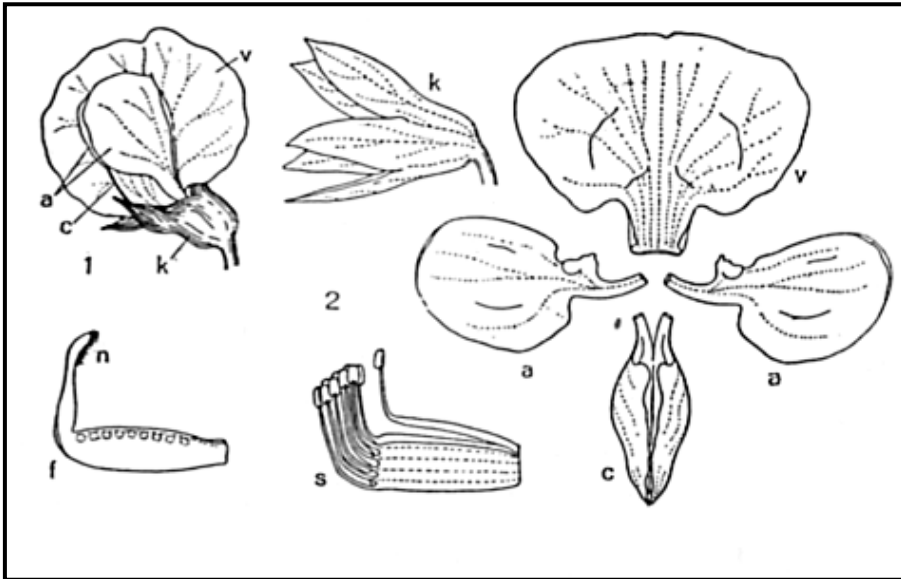
Myytti eli oppirakennelma:
totta ja tarua

Totuus tai ainakin vasta-
argumentti tai eriävä
mielipide

Mendel oli köyhä ja
oppimaton
munkkiparka
augustinolaisjärjestössä

Mendel oli opiskellut Wienin
yliopistossa ja toimi
opettajana ja tutkijana
luonnontieteiden alalla
(fysiikka, kemia) ja oli mm.
kirjeenvaihdossa aikansa
etevimpien kasvitieteilijöiden
kanssa. Toimipaikka kyllä oli
luostari.

Mendel havainnoi herneitä puutarhan muiden, ravinnontuotantoon ja virkistykseen tähtäävien puuhien ohessa ja tuli tehneeksi havaintonsa lähes tahtomattaan.



Mendel tutki hernettä, koska puutarhalajikkeissa oli sopivia ja mielenkiintoisia ominaisuuksia, joiden siirtymistä risteytymissä (*hybrideissä*) saattoi seurata.

Herne on **itsepölytteinen**, joten risteytysten tekemiseksi kukka on *emaskuloitava* (heteet poistettava), emi suojattava kuivumiselta ja pölytettävä käsityönä. Risteytysten tekeminen vaatii siis erityisiä taitoja eikä tuloksia synny sattumalta.

Mendel tutki myös muita kasvilajeja, mutta niistä saadut tulokset eivät olleet oikein selkeitä tai eivät valmistuneet koskaan.

Kvantitatiiviset (määrälliset) ominaisuudet sopivat kyllä mendelistiseen genetiikkaan, mutta hiukan vaikeammin

Hieraciumit (keltanot) taas ovat apomiktisia eivätkä noudata diploidi-haploidimallia: siemenalkio on äitinsä kopio.

Mendel julkaisi
tuloksensa huonosti
tunnetussa ja huonosti
leviävässä
aikakauslehdessä, jota
kukaan ei saanut käsiinsä

*Verhandlungen des
naturforschenden Vereines in
Brünn* oli pätevä ja hyvin
leviävä tieteellinen
aikakauslehti, joka oli kaikissa
maailman johtavissa
kirjastoissa uutuushyllyssä
kohta ilmestyttyään.
Esimerkiksi Bostonissa on
neljä kappaletta vieläkin
tallessa.

**Siteerauksia (vaikka ehkä
vain listaten) oli vuoteen
1899 mennessä noin
kolmekymmentä, joista
ainakin 11 koski
nimenomaisesti herneasiaa.**

Ivan Fjodorovits Schmalhausen saattaa olla ainoa siteeraaja, joka todistettavasti ymmärsi **Mendelin**.

Hän sijoitti innostuneen selostuksen periytymisestä venäjänkielisen väitöskirjansa loppuun liitteeksi (Appendix) vuonna 1874, siis vain yhdeksän vuotta julkaisun jälkeen.

Schmalhausen sai sitten jonkun mukavan mutta työlään valtionviran, eikä voinut jatkaa

Miksi Mendeliä ei ymmärretty?

Kotitehtävä #1: Hanki ja lue jutun suomenkielinen käännös ja mieti, ymmärtäisitkö itse.

Väite:

Mendel teki kokeitaan osoittaakseen uskonnollisista syistä, että **Darwin** oli väärässä ja ettei evoluutiota tapahdu.

Ominaisuudetahan periytyivät sellaisinaan, vaikka saattoivatkin olla välillä hiukan piilossa

Darwinin "*The Origin of Species*" julkaistiin 1859, ja saksannos jo 1863. Brännin luostarin kirjastossa on vieläkin tämä kirja, jossa on **Mendelin** omakätisiä huomautuksia.

Vastaväite:

Mendel oli evoluution ymmärtäjä. Mm. suomalainen Paavo Voipio on sellaista kirjoitellut.

Tuomio: Molempien väitteiden tuki on erittäin heikko.

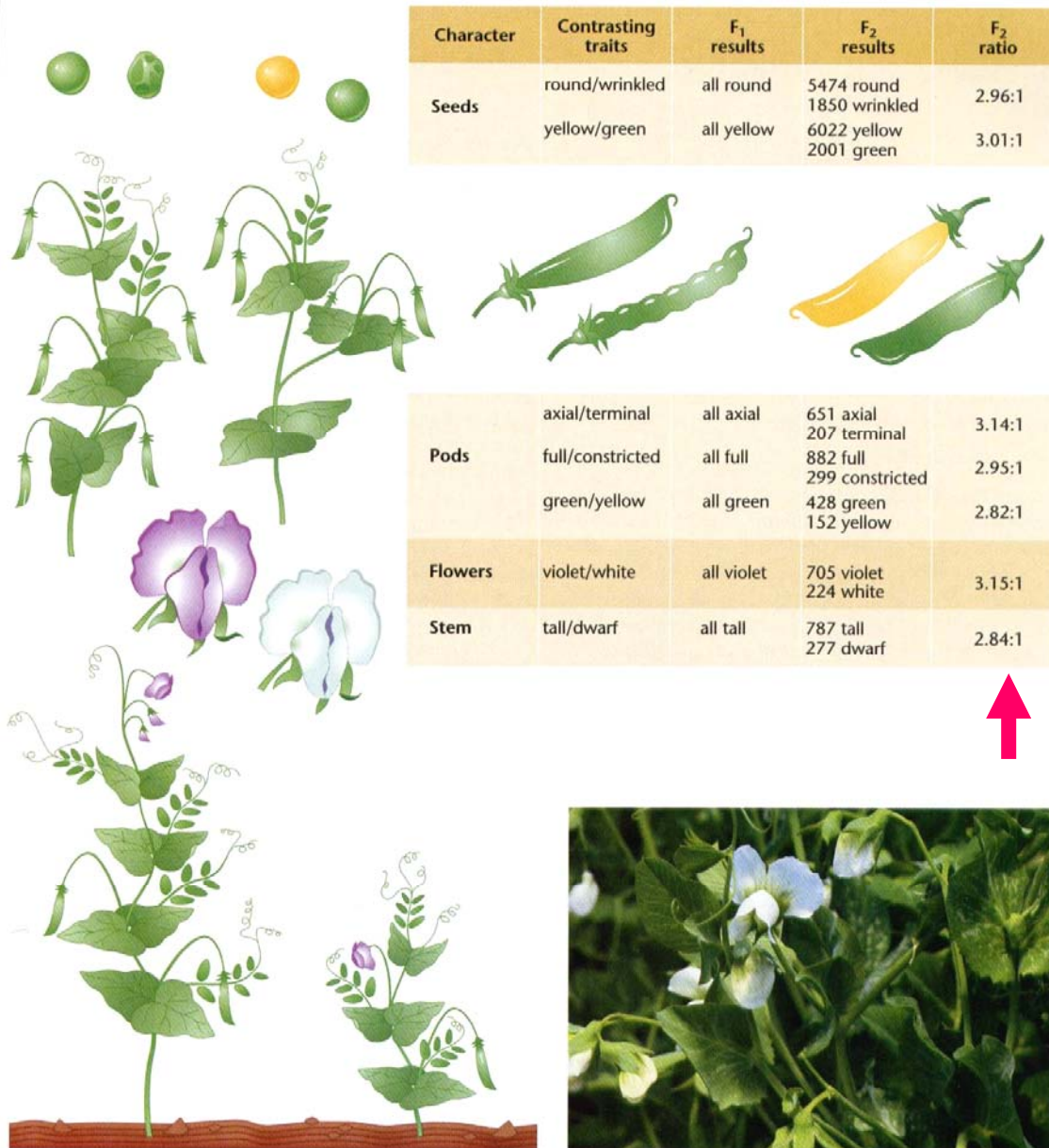
Mendel "paranteli" tuloksiaan. Varhainen biometrikko **Fisher** laskeskeli, että yhtä hyvin malliin sopivat tulokset kuin Mendelillä saa vain seitsemän kertaa sadastatuhannesta.

Fisher kehitti varsin paljon genetiikankin tarvitsemaa tilastotiedettä (eli biometriaa) ja kuuluu synteettisen evoluutioteorian perustajiin

Mendel ei parannellut tuloksiaan, ja jos paranteli niin kaikki muutkin tekevät niin. Ihan poikkeavan arvon saa monien mielestä poistaa (muttei unohtaa!). Mutta **Fisher** käytti väärää matematiikkaa (binomi-, ei hypergeometrista jakautumaa). Ei hänkään kaikkea voinut etukäteen keksiä!

Tässäkin on jankutuksen makua

Mendelin kokeita on kritisoitu ja vastakritisoitu



■ **Figure 3-1** A summary of the seven pairs of contrasting traits and the results of Mendel's seven monohybrid crosses. In each case, pollen derived from plants exhibiting one contrasting trait was used to fertilize the ova of plants exhibiting the other contrasting trait. In the F₁ generation one of the two traits, referred to as dominant, was exhibited by all plants. The contrasting trait, referred to as recessive, then reappeared in approximately one-fourth of the F₂ plants. The garden pea (*Pisum sativum*) is shown in the photograph.

”Mendelistinen”
monohybridilukusuhte (eli F₂ ratio)
on 3:1.

Taulukko havainnollistaa sitä,
kuinka 3:1 lukusuhteen ympärillä
on luonnollista satunnaisvaihtelua.

Fisherin Mendel-kritiikissä
arveltiin, että Mendel paranteli juuri
näitä lukuja, mutta se lienee
aiheetonta viisastelua.

Mendel siivosi tuloksistaan sellaiset, jotka olisivat viitanneet nykyisin niin tuttuun kytkentään.

Ykköskromosomissa ovat siemenen väri ja kukan ja siemenkuoren väri, nelosessa palon muoto, kukan sijainti ja kasvin korkeus.

Yksi ns. "*Mendelin säännöistähän*" oli, että ominaisuudet periytyvät toisistaan riippumatta

Vain *v-le* (palon muoto ja kasvin korkeus) ovat niin lähellä nelosessa että niiden kytkentä näkyisi. Tätä *yhdistelmää Mendel ei* kuitenkaan tutkinut

Mendel ei kirjoittanut sellaista sääntöä!

Säännöt laadittiin opetustarkoitukseen vasta 1900 –luvun puolella.

Myytti: itsenäisesti, siis toisistaan ja Mendelistä riippumatta seuraavat tieteilijät "löysivät uudelleen" genetiikan perusjutut vuonna 1900:

Tschermak

de Vries

Correns

Mutta toisaalta: sanotaan että olihan Mendelin artikkelin lukenut monikin, ja sitten vielä, että ...

Erich Tschermak

pääsi vuonna 1900 ensimmäisenä kirjoittamaan katsaukseensa:

"The simultaneous discovery of Mendel by Correns, de Vries, and myself ..."

Tästä tuli kritisoiatta oppikirjojen vakiolause, ja siihen lisättiin vielä sana "*independent*"

Lähdekritiikki on melko seikkaperäisesti osoittanut, että **Tschermak** *oli lukenut* ja tuns **Mendelin** artikkelin etukäteen. Hän oli myös tehnyt risteytyskokeita herneillä.

Hän ei kuitenkaan ymmärtänyt niistä sittenkään mitään, vaan tarkasteli vuoden 1900 paperissa omia kokeitaan ja ihmetteli kuinka dominanssi vähenee ensimmäisestä polvesta toiseen, ynnä muita pöljyyksiä.

Hugo de Vries

de Vries kirjoitti vuonna 1900 peräti kolme juttua (ranskaksi, saksaksi, ranskaksi) .

Suhteellisen monimutkaisesti väitetään, ettei **de Vries** ymmärtänyt **Mendelin** tuloksia, vaikka oli ne hyvin *lukenut jo ennen* omien kokeidensa selittämistä

de Vries muotoili eräitä "**Mendelin** lakeja", joilla ei ollut kestävyyttä. **Mendel** ei tehnyt niitä "lakeja", jotka on hylätty. Hylätyt lait olivat erikoistapauksia, eivät yleisiä

Carl Correns

Correns oli tehnyt kokeita kasveilla ja kirjoitti ymmärtäneensä *'like a flash'* ennen kuin luki **Mendelinsä**, mutta selittämään hän pääsi vasta sen *jälkeen* kun oli lukenut.

Huonosti ymmärsi vielä sittenkin! Aluksi toisen polven lukusuhteet olivat hälle vain *'interesting but also very complicated'*.

Correns kuitenkin ymmärsi *hyvin* ensimmäisenä maailmassa ja yhdisti ilmiöt kromosomeihin ja meioosiin jo vuonna 1900.

Correns kirjoitti ensimmäisenä maagiset numerot 9:3:3:1, jotka kuvaavat yhtä F_2 polven mahdollista erikoistapausta "dihybridissä"

MYYTIT:

Kaikki maailman
luonnontieteilijät ymmärsivät
mendelistisen genetiikan
välittömästi luettuaan vuonna
1900 em. kolmen tieteilijän
kirjoitukset, ja kas,
genetiikka oli syntynyt

IKÄVÄ TOTUUS:

Useat brittitieteilijät eivät nielleet
mendelismiä ollenkaan, sillä se
näytti olevan ristiriidassa
darwinismin kanssa

Bateson käänsi tekstin ja
puolusti sitä

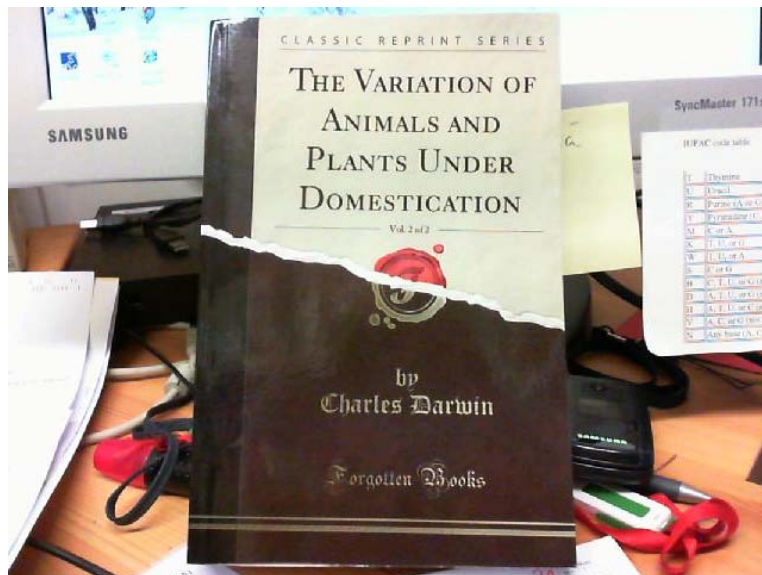
Pearson (korrelaatiolaskun
keksijä) ja muut biometrikot
vastustivat (turhana) suunnilleen
vuoteen 1910 asti

Sovun avaimena olivat 1908 **Nilsson-Ehlen**
demo sekä **Hardyn** ja **Weinbergin** paperit,
joista puhutaan luennolla myöhemmin

Yleisesti annetaan ymmärtää, että **Darwin** ei tiennyt genetiikasta yhtään mitään, ja että jos hän olisi lukaissut **Mendelin** työn, olisi “*Lajien synty*” jotenkin parempi.

Darwin oli aika mestari genetiikassa.

Teos “*The variation of animals and plants under domestication*” (1887) on täynnä hienoja kokeellisia esimerkkejä ristetyksistä ja periytymisestä, tosin eri termistöllä. Darwin teki leijonakitaristeytyksiä itsekin



Kärpästutkijat **Morgan, Bridges, Muller** ja **Sturtevant** julkaisivat v. 1915 kirjan "***The Mechanism of Mendelian Heredity***", jossa oli jo "kaikki tarpeellinen paitsi DNA".

Darwinistisen *luonnonvalinnan* teorian ja mendelisin yhteensopivuus jalostui **Fisherin** (1929), **Wrightin** (1931) ja **Haldanen** (1932) töissä "*synteettiseksi evoluutioteoriaksi*".

Senkin jälkeen on tietysti aina niitä jotka eivät ymmärrä, itse asiassa maailman ihmisten enemmistö. Vähintään viisi, vai olisiko jo kuusi miljardia ihmistä maailmassa viis veisaa Mendelistä! Kuulemma puolet suomalaisistakin on kreationisteja!



Cloning of Mendel's Wrinkled-Seed Character

Mendelin tutkimat mutantit on nykyään kaivettu esille ja analysoitu molekyylitasolle.

Mutanttialleelien periytymisen sääntöjä ei tarvitse korjata

Dominanssi/resessiivisyys on muutettu suhteelliseksi asteikoiksi

Kytkenä (= kromosomi) on keksitty

Mutaatioita on ruvettu ymmärtämään, ja *geenin* käsite on selventynyt

Cross-Species Identification of Mendel's / Locus

Ian Armstead,^{1*} Iain Donnison,¹ Sylvain Aubry,² John Harper,¹ Stefan Hörtensteiner,² Caron James,¹ Jan Mani,² Matt Moffet,³ Helen Ougham,¹ Luned Roberts,¹ Ann Thomas,¹ Norman Weeden,³ Howard Thomas,¹ Ian King¹

We identified gene homologs in *Pisum sativum* (pea), *Arabidopsis thaliana*, and *Festuca pratensis* (meadow fescue), mutations of which partially disable plant senescence. The biochemical properties and map location of this gene in pea indicate that it is the same locus that determines yellow (*l*) and green (*i*) cotyledon color, as originally described by Mendel in his seminal paper (*l*). Staygreen (the gene *sgr*), the indefinite retention of greenness in senescing leaves and cotyledons, is a genetic variant that interferes with the normal expression of senescence. Biochemical (2, 3) (Fig. 1A) and genetic analyses of *sgr* from pea and *F. pratensis* (4) show that it segregates as a discrete phenotype with equivalents in maize, sorghum, and rice (5, 6). By using the *Lolium-Festuca* gene introgression system and extrap-

olating from genetic syteny, we show that *F. pratensis sgr* on chromosome (C)5 maps to a position corresponding to *sgr* on rice C9 (4, 6, 7). Fine mapping in *Festuca* delimits this to a region equivalent to circa 200 kb of the rice genome containing 30 annotated gene models, including a predicted senescence-inducible chloroplast-specific stay-green protein (4, 7, 8). We investigated the temporal and tissue-specific expression patterns of the most similar *Arabidopsis* gene model, At4g22920, through the Genevestigator Meta-Analyzer database (9). These patterns indicate that At4g22920 is up-regulated in days 45 to 50 during maximal senescence in the *Arabidopsis* life cycle (fig. S1A) and that the strongest expression of this gene occurs in senescent leaves, although it is also detected in seeds, petals, and sepals. RNA

interference (RNAi) was also used to silence the expression of At4g22920 in *Arabidopsis*, resulting in plants with leaves exhibiting prolonged chlorophyll retention upon dark incubation (Fig. 1B), phenotypically equivalent to *sgr F. pratensis*. Thus, alleles of *F. pratensis* and rice homologs of *Arabidopsis* At4g22920 likely underlie the monocot stay-green phenotypes. In order to explore the parallels between Mendel's pea cotyledons and the stay-green leaf phenotypes in *Arabidopsis*, *Festuca*, and rice, we genetically mapped the pea homolog of *sgr* in two different pea populations segregating for cotyledon color polymorphism (*l* and *i*). No recombination between *l* and *sgr* was observed in 104 progeny, reflecting a theoretical maximum distance between *sgr* and *l* of 0.48 cM (fig. S1B). Northern analysis in pea indicates that *sgr* has reduced expression in mutant senescing leaves when compared with that of wild type (Fig. 1C). This report characterizes a rare example of an unbroken chain from gene sequence to trait through biochemical, cell biological, and physiological definitions of phenotype, in which genomics and functional analysis in model species have played a critical role. This study results in the identification of a gene that plays a fundamental role in chlorophyll catabolism during plant senescence. In addition, it suggests that the cotyledon color trait described by Mendel reflects allelic variation in a pea gene, homologs of which are responsible for the stay-green phenotype in both dicots and monocots.

References and Notes
1. G. Mendel, *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn.* 4, 3 (1866).
2. H. Thomas, M. Schellenberg, F. Vicentini, P. Matile, *Bot. Acta* 109, 3 (1996).
3. S. Hörtensteiner, *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 55 (2006).
4. I. P. Armstead et al., *New Phytol.* 172, 592 (2006).
5. H. Thomas, C. M. Smart, *Ann. Appl. Biol.* 123, 193 (1993).
6. K. W. Cha et al., *Theor. Appl. Genet.* 104, 526 (2002).
7. Materials and methods are available as supporting material on Science Online.
8. Institute for Genomic Research (TIGR), gene model LOC_Os09g36200, www.tigr.org.
9. Eidgenössische Technische Hochschule Zurich, www.genevestigator.ethz.ch.
10. This work was supported by the Biotechnology and Biological Sciences Research Council (UK), the Swiss National Science Foundation (3100A0-105389), and Cooperative State Research, Education, and Extension Service, U.S. Department of Agriculture, for Hatch Project MONB00235.

Supporting Online Material
www.sciencemag.org/cgi/content/full/315/5808/73/DC1
Materials and Methods
Fig. S1
Table S1
References
24 July 2006; accepted 16 October 2006
10.1126/science.1132912

¹Institute of Grassland and Environmental Research, Aberystwyth SY23 3EB, UK. ²Institute of Plant Sciences, University of Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern, Switzerland. ³Department of Plant Sciences and Plant Pathology, Montana State University, Bozeman, MT 59717, USA.
*To whom correspondence should be addressed. E-mail: ian.armstead@bbsrc.ac.uk

Mendelin tutkimat mutantit on nykyään kaivettu esille ja analysoitu molekyylitasolle.

Mutanttialleelien periytymisen sääntöjä ei tarvitse korjata, vaan ne ovat ihan oikein alusta pitäen

Dominanssi/resessiivisyys on muutettu suhteelliseksi asteikoiksi

KytKentä on keksitty

Mutaatioita on ruvettu ymmärtämään, ja geenin käsite on selventynyt

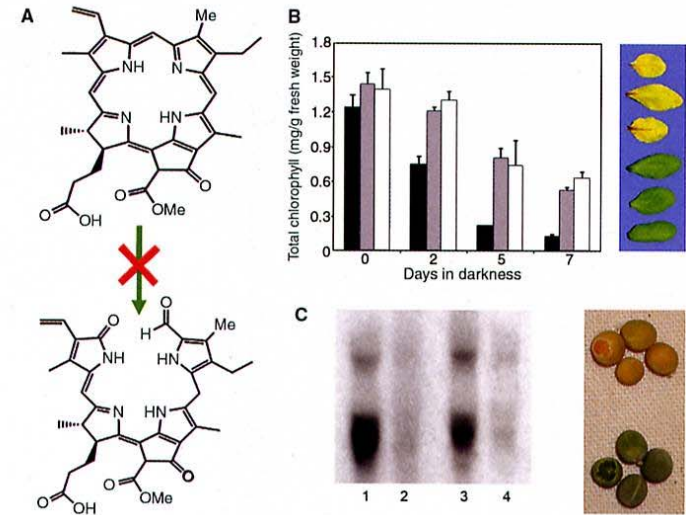


Fig. 1. (A) In mutant and silenced genotypes, inhibition (X) of the ring-opening step between (top) pheophorbide and (bottom) red chlorophyll catabolite in the chlorophyll breakdown pathway (3) leads to retention of greenness in senescing leaves. **(B)** RNAi silencing of *Arabidopsis* At4g22920 causes a stay-green phenotype. (Left) Degradation of chlorophyll in control (black) and two independently RNAi-silenced genotypes (gray and white) during dark-induced, detached leaf senescence. Error bars indicate standard deviation. (Right) Wild-type (top) and stay-green (bottom) leaf phenotypes of *Arabidopsis* after 5 days of dark-induced, detached-leaf senescence. **(C)** (Left) Northern analysis using RNA extracted from senescing leaves of wild-type (lanes 1 and 3) and stay-green (lanes 2 and 4) pea plants. (Right) Wild-type (top) and stay-green (bottom) pea cotyledons illustrating Mendel's *l* and *i* phenotypes, respectively.

Cross-Species Identification of Mendel's / Locus

Ian Armstead,^{1*} Iain Donnison,¹ Sylvain Aubry,² John Harper,¹ Stefan Hörtensteiner,² Caron James,¹ Jan Mani,² Matt Moffett,³ Helen Ougham,¹ Luned Roberts,¹ Ann Thomas,¹ Norman Weeden,³ Howard Thomas,¹ Ian King¹

We identified gene homologs in *Pisum sativum* (pea), *Arabidopsis thaliana*, and *Festuca pratensis* (meadow fescue), mutations of which partially disable plant senescence. The biochemical properties and map location of this gene in pea indicate that it is the same locus that determines yellow (*l*) and green (*i*) cotyledon color, as originally described by Mendel in his seminal paper (*l*). Staygreen (the gene *sgr*), the indefinite retention of greenness in senescing leaves and cotyledons, is a genetic variant that interferes with the normal expression of senescence. Biochemical (2, 3) (Fig. 1A) and genetic analyses of *sgr* from pea and *F. pratensis* (4) show that it segregates as a discrete phenotype with equivalents in maize, sorghum, and rice (5, 6). By using the *Lolium-Festuca* gene introgression system and extrap-

olating from genetic synteny, we show that *F. pratensis sgr* on chromosome (C)5 maps to a position corresponding to *sgr* on rice C9 (4, 6, 7). Fine mapping in *Festuca* delimits this to a region equivalent to circa 200 kb of the rice genome containing 30 annotated gene models, including a predicted senescence-inducible chloroplast-specific stay-green protein (4, 7, 8).

We investigated the temporal and tissue-specific expression patterns of the most similar *Arabidopsis* gene model, At4g22920, through the Genevestigator Meta-Analyzer database (9). These patterns indicate that At4g22920 is up-regulated in days 45 to 50 during maximal senescence in the *Arabidopsis* life cycle (fig. S1A) and that the strongest expression of this gene occurs in senescent leaves, although it is also detected in seeds, petals, and sepals. RNA

interference (RNAi) was also used to silence the expression of At4g22920 in *Arabidopsis*, resulting in plants with leaves exhibiting prolonged chlorophyll retention upon dark incubation (Fig. 1B), phenotypically equivalent to *sgr F. pratensis*. Thus, alleles of *F. pratensis* and rice homologs of *Arabidopsis* At4g22920 likely underlie the monocot stay-green phenotypes.

In order to explore the parallels between Mendel's pea cotyledons and the stay-green leaf phenotypes in *Arabidopsis*, *Festuca*, and rice, we genetically mapped the pea homolog of *sgr* in two different pea populations segregating for cotyledon color polymorphism (*l* and *i*). No recombination between *l* and *sgr* was observed in 104 progeny, reflecting a theoretical maximum distance between *sgr* and *l* of 0.48 cM (fig. S1B). Northern analysis in pea indicates that *sgr* has reduced expression in mutant senescing leaves when compared with that of wild type (Fig. 1C).

This report characterizes a rare example of an unbroken chain from gene sequence to trait through biochemical, cell biological, and physiological definitions of phenotype, in which genomics and functional analysis in model species have played a critical role. This study results in the identification of a gene that plays a fundamental role in chlorophyll catabolism during plant senescence. In addition, it suggests that the cotyledon color trait described by Mendel reflects allelic variation in a pea gene, homologs of which are responsible for the stay-green phenotype in both dicots and monocots.

References and Notes

1. G. Mendel, *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn.* 4, 3 (1866).
2. H. Thomas, M. Schellenberg, F. Vicentini, P. Matile, *Bot. Acta* 109, 3 (1996).
3. S. Hörtensteiner, *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 55 (2006).
4. I. P. Armstead *et al.*, *New Phytol.* 172, 592 (2006).
5. H. Thomas, C. M. Smart, *Ann. Appl. Biol.* 123, 193 (1993).
6. K. W. Cha *et al.*, *Theor. Appl. Genet.* 104, 526 (2002).
7. Materials and methods are available as supporting material on Science Online.
8. Institute for Genomic Research (TIGR), gene model LOC_Os09g36200, www.tigr.org.
9. Eidgenössische Technische Hochschule Zurich, www.genevestigator.ethz.ch/.
10. This work was supported by the Biotechnology and Biological Sciences Research Council (UK), the Swiss National Science Foundation (310A0-105389), and Cooperative State Research, Education, and Extension Service, U.S. Department of Agriculture, for Hatch Project MONB00235.

Supporting Online Material

www.sciencemag.org/cgi/content/full/315/5808/73/DC1
Materials and Methods
Fig. S1
Table S1
References

24 July 2006; accepted 16 October 2006
10.1126/science.1132912

¹Institute of Grassland and Environmental Research, Aberystwyth SY23 3EB, UK. ²Institute of Plant Sciences, University of Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern, Switzerland. ³Department of Plant Sciences and Plant Pathology, Montana State University, Bozeman, MT 59717, USA.

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: ian.armstead@bbsrc.ac.uk

Sirkkataimi keltainen
= normaali eli
"tuleentunut"

Mutantti "stay green" on
poikkeava, sirkkataimi (=
herne) pysyy vihreänä

Sama geeni aiheuttaa
syysvärin myös muissa
kasveissa (seneskenssi =
lakastuminen =
vanheneminen)

Klorofyllin hajoaa
(katabolismi) vihreästä
punaiseksi

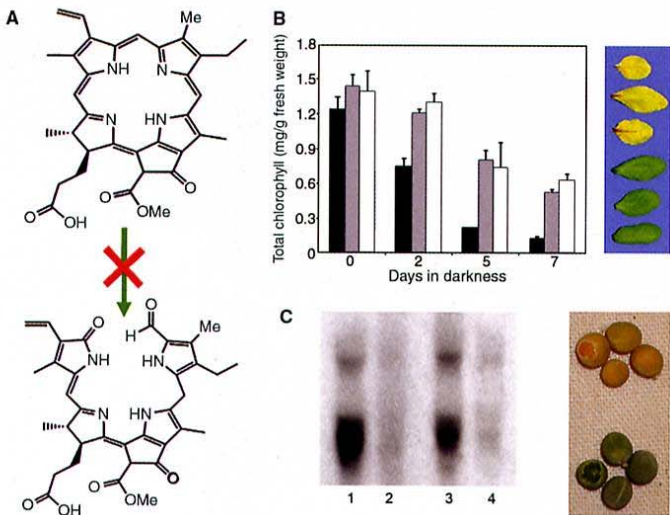


Fig. 1. (A) In mutant and silenced genotypes, inhibition (X) of the ring-opening step between (top) pheophorbide and (bottom) red chlorophyll catabolite in the chlorophyll breakdown pathway (3) leads to retention of greenness in senescing leaves. (B) RNAi silencing of *Arabidopsis* At4g22920 causes a stay-green phenotype. (Left) Degradation of chlorophyll in control (black) and two independently RNAi-silenced genotypes (gray and white) during dark-induced, detached leaf senescence. Error bars indicate standard deviation. (Right) Wild-type (top) and stay-green (bottom) leaf phenotypes of *Arabidopsis* after 5 days of dark-induced, detached-leaf senescence. (C) (Left) Northern analysis using RNA extracted from senescing leaves of wild-type (lanes 1 and 3) and stay-green (lanes 2 and 4) pea plants. (Right) Wild-type (top) and stay-green (bottom) pea cotyledons illustrating Mendel's *l* and *i* phenotypes, respectively.

Kotitehtävä #1

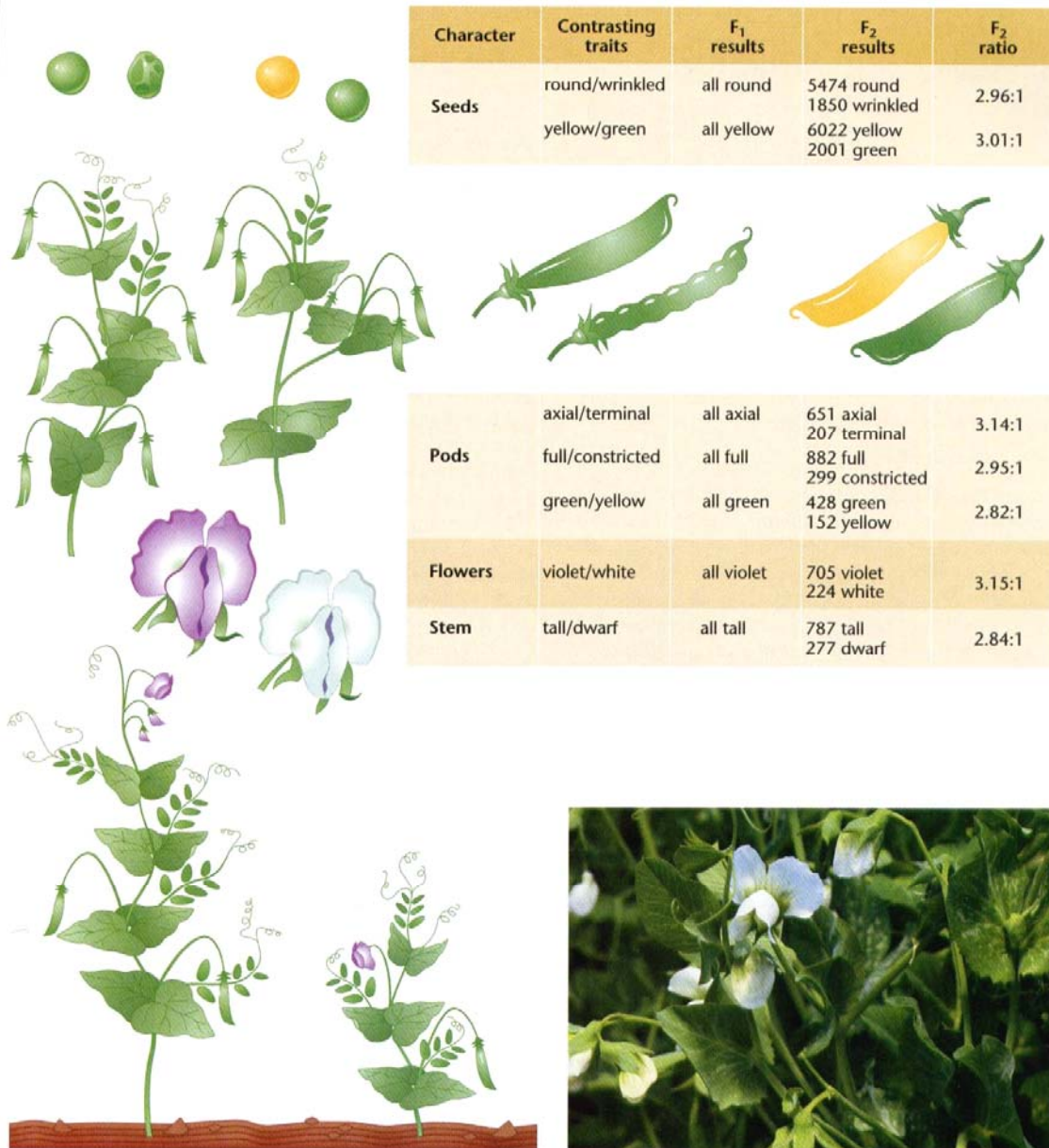
Hanki kopio Mendelin artikkelin *suomennoksesta* Luonnon Tutkija –aikakauslehdestä (1982). Näytä se luennolla. Jos näytät saksankielisen, todista osaavasi lukea sitä kääntämällä suullisesti pikku pätkä.

Vaivattomasti verkosta kopioitu englanninnos ei kelpaa, eikä sähköpostivastaus kelpaa ollenkaan.

Opiskele artikkelista seuraava tärppi (joka tosin selitetään vielä myöhemmin):

"Miten Mendel testasi peritymismallinsa tuottamalla kolmannen sukupolven, jota koulukirjoissa ei koskaan selitetä"

[Interaktiivinen herne-eksperimentti](#)



■ **Figure 3-1** A summary of the seven pairs of contrasting traits and the results of Mendel's seven monohybrid crosses. In each case, pollen derived from plants exhibiting one contrasting trait was used to fertilize the ova of plants exhibiting the other contrasting trait. In the F₁ generation one of the two traits, referred to as dominant, was exhibited by all plants. The contrasting trait, referred to as recessive, then reappeared in approximately one-fourth of the F₂ plants. The garden pea (*Pisum sativum*) is shown in the photograph.

Kotitehtävä ilman
numeroa:

Selvitä itsellesi,
miten tuo viimeisen
sarakkeen F_2 ratio
lasketaan

Sehän on
idioottimaisen
helppoa.
Selvitä kumminkin.

<http://www.mendelmuseum.muni.cz/en/gregor-mendel/>

<http://www.radio.cz/en/article/82926>

Mendelin "viralliset kotisivut" verkossa olikin huutokaupassa:

<http://www.mendel-museum.org/>

<http://www.gerbiiliyhdistys.fi/gerbiilit/geeni1.html>

Seuraavat sivut ovat vain mun omaa varastoa,
ei perusteiden materiaalia

JUBILEES

On the 90th Birthday of Olga I. Schmalhausen



Olga I. Schmalhausen with her father Ivan I. Schmalhausen.

Olga I. Schmalhausen is a member of the fourth generation of the Russianized family of the Schmalhausens, who moved to Russia from Germany in the 1830s. Her great-grandfather was an assistant to the chief librarian of the Academy of Sciences and University in St. Petersburg. Her grandfather was a well-known florist and paleobotanist and taught at the universities of St. Petersburg and Kiev. Her father, Ivan I. Schmalhausen, was an evolutionary morphologist. He was the first to apply the theory of information to studies of evolution and his numerous works remain topical.

O.I. Schmalhausen is a biologist with a wide breadth of knowledge, combining comparative anatomy and experimental embryology.

O.I. Schmalhausen was born in Kiev on May 12, 1911. Within a year, her family moved to Moscow and,

from 1918–1921, lived in Voronezh, where I.I. Schmalhausen headed the Department of Zoology and Comparative Anatomy in an emerging university. During these years of civil war, change of power, devastation and dearth, O.I. Schmalhausen was educated at home. In 1921, when her father was offered a chair in Kiev, she entered the 4th class of the secondary school and graduated from a 7-year school in 1925.

From childhood, O.I. Schmalhausen was eager to draw. She had an uncommon artistic ability, inherited from her grandfather and father; therefore the choice of college was quite understandable. She entered an artistic training college (Industrial artistic professional school) and graduated from it with distinction. This explains why the illustrations are so excellent in her scientific publications!

In 1930, O.I. Schmalhausen entered the Kiev Higher Institute of People's Education, graduated from it in biology in 1934, and entered the graduate school.

After I.I. Schmalhausen was elected as member of the USSR Academy of Sciences, he was invited to Moscow by his teacher and friend Alexei N. Severtsov. Schmalhausen accepted, and the family moved to Moscow. It is pertinent to say that A.N. Severtsov gave away Lidiya D. Kozlova at her marriage to I.I. Schmalhausen and was a godfather of their daughter O.I. Schmalhausen. O.I. Schmalhausen began to work in the laboratory of Prof. N.I. Dragomirov at the Institute of Evolutionary Morphology, of which her father became the director.

O.I. Schmalhausen studied the patterns and causal mechanisms of the development of the olfactory and acoustic organs in various amphibians using classical experimental embryology methods. She discovered a new (for that time) phenomenon of multiple interacting components in the morphogenesis of these organs. The results she obtained could have been a true candidate dissertation (PhD thesis), but, unfortunately, it was not presented.

The Second World War and the evacuation to Kazakhstan completely changed the direction of her studies. She began working in the Borovoe State Reserve in the laboratory of a founder of national hydrobiology, Academician S.A. Zernov. O.I. Schmalhausen studied the plankton of many water bodies in the reserve's territory, which was not only theoretically significant, but also presented a practical interest for estimating their productivity for the purpose of the artificial breeding of fish. She discovered a new species of sea foraminifers

Tehtyään tutkinnon Johannes Theodor (= Ivan Fjodorovich) Schmalhausen (1849-1894) sai hyvän paikan Kievin kasvipuutarhan johtajana ja teki sen jälkeen tavallista floristiikkaa lounaisvenäläisellä (jugo-zapadnaja) alueella.

Johannes Theodorin (eli siis Ivan Fjodorovichin) poika oli Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884-1963), joka pysyi elossa Stalinin vainot ja Lysenkon ajan huolimatta genetiikkaharrastuksistaan. Lännessä julkaistu kirja (1949): *Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection* - Blakiston, Philadelphia

Olga Ivanovna Schmalhausen, jonka 90-v. synttärei on aiheena oheisessa kirjoituksessa oli Ivan Ivanovichin tytär.

MENDEL-historiaa

Corcos AF & Monaghan FV (1987) Correns, an independent discoverer of Mendelism? I. An historical/critical note. *J. Heredity* 78: 330. "His flash was not one of an independent discovery (after all he had already read Mendel), but a flash of understanding".

Corcos AF & Monaghan FV (1987) Correns, an independent discoverer of Mendelism? II. Was Correns a real interpreter of Mendel's paper? *J. Heredity* 78: 404-405.

Monaghan FV & Corcos AF (1986) Tschermak: a non-discoverer of Mendelism I. An historical/critical note. *J. Heredity* 77: 468-469: **"The simultaneous discovery of Mendel by Correns, de Vries, and myself appears to me especially gratifying..."**

Monaghan FV & Corcos AF (1987) Re-examination of the fate of Mendel's paper. *J. Heredity* 78: 116-118.

Monaghan FV & Corcos AF (1987) Tschermak: a non-discoverer of Mendelism II. A critique. *J. Heredity* 78: 208-210.

Corcos AF & Monaghan FV (1987) Role of de Vries in the rediscovery of Mendel's paper II. Did de Vries really understand Mendel's paper? *J. Heredity* 78: 275-276.

de Vries' paper's Translation in *J Heredity* 78: 32-36 by Corcos and Monaghan (also other references of the three "rediscoverers"]

TOO-GOOD-TO-BE-TRUE -OSASTO

Weiling F (1986) What about R.A. Fisher's statement of the "too good" data of J.G. Mendel's *Pisum* paper? *J. Heredity* 77: 281-283.

Pilgrim I (1986) A solution to the too-good-to-be-true paradox and Gregor Mendel. *J Heredity* 77: 218-220

Novitski E (2004) On Fisher's criticism of Mendel's results with the garden pea. *Genetics* 166: 1113-1136.

Novitski E (2004) Revision of Fisher's analysis of Mendel's garden pea experiments. *Genetics* 166: 1139-1140.

Hartl DL & Fairbanks DJ (2007) Mud sticks: on the alleged falsification of Mendel's data. *Genetics* 175: 975-979

MOLECULAR ANALYSIS OF MENDEL'S MUTANTS

Bhattacharyya MK, Smith AM, Ellis THN, Hedley C, Martin C (1990) The wrinkled-seed character of pea described by Mendel is caused by a transposon-like insertion in a gene encoding starch-branching enzyme. *Cell* 60: 115-122. *r (rugosus)*: SBEI is interrupted by a 0.8 kb insertion similar to Ac/Ds family of maize transposons

Lester DR, Ross JJ, Davies PJ, Reid JB (1997) Mendel's stem length gene (*Le*) encodes a gibberellin 3 β -hydroxylase. *The Plant Cell* 9: 1435-1443. *Le* controls the length between the nodes. alanine-to-threonine substitution, near its proposed active site

Armstead I et al. (2007) Cross-species identification of Mendel's I locus. *Science* 315: 73. Keltainen = tuleentunut

MENDEL'S MOTIVATION & DARWIN

Bishop BE (1996) Mendel's opposition to evolution and to Darwin. *J Heredity* 87: 205-213. Väänteleä ja käänteleä mutaatioitakin, kurttua vallankin (Bhattacharyya et al. 1990)

Voipio P (1990) When and how did Mendel become convinced of the idea of general, successive evolution? *Hereditas* 113: 179-181.

Hartl, DL & Orel V (1992) What did Gregor Mendel think he discovered? *Genetics* 131: 245-253

"The German translation of *On the Origin of species* was published in 1863, and the monastery copy has marginal notes in Mendel's handwriting"... "he [FC Napp 1792-1867] had Mendel sent to the University of Vienna in 1851-1853 to study with, among others, the prominent plant physiologist F. Unger and the physicist CJ Doppler"