



БЛЮМ

Ярослав Борисович — академік НАН України, директор Державної установи «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України», завідувач відділу геноміки та молекулярної біотехнології Інституту

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ І ЙОГО РОЛЬ У РОЗВИТКУ ГЕНЕТИЧНОЇ НАУКИ: ДО 200-РІЧЧЯ ВІД ДНЯ НАРОДЖЕННЯ

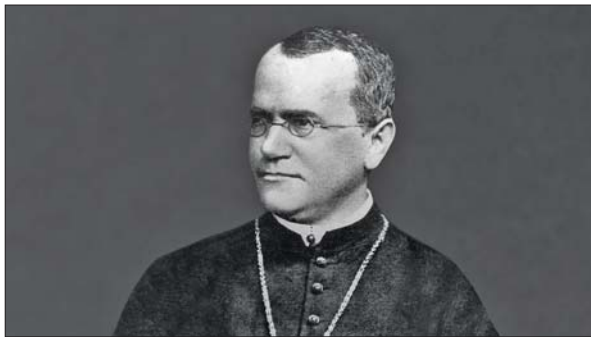
За матеріалами доповіді на засіданні Президії НАН України 21 вересня 2022 року

Доповідь присвячено 200-річчю від дня народження засновника сучасної генетики Грегора Йоганна Менделя (1822–1884). Підкреслено непересічне значення наукової спадщини Грегора Менделя, яка набула нового звучання і практичного втілення у різних галузях цієї науки: від загальної генетики до геноміки та синтетичної біології. Коротко описано становлення та розвиток генетики в Національній академії наук України.

Ключові слова: Грегор Мендель, генетика, закони Менделя, наукова спадщина.

20 липня 2022 р. виповнилося 200 років від дня народження Грегора Йоганна Менделя (1822–1884), якого по праву вважають батьком сучасної генетики. Завдяки ретельно проведеним дослідженням зі схрещення звичайного садового гороху він сформулював фундаментальні закони успадкування генетичної інформації. Грегор Мендель почав розробляти свої ідеї задовго до того, як стали зрозумілими структури ДНК та генів, які і є менделівськими «факторами спадковості». З нагоди цієї знаменної дати впродовж усього 2022 року міжнародна наукова спільнота, різні дослідницькі інституції, товариства та наукові видання всього світу проводять конференції, семінари, публікують спеціальні випуски журналів та організують інші святкові заходи.

Національна академія наук України, віддаючи данину непересічному значенню наукової спадщини Грегора Менделя, на засіданні Президії НАН України 21 вересня 2022 р. заслухала доповідь академіка НАН України Я.Б. Блюма та виступи президента Українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова (УТГіС) члена-кореспондента НАН України В.А. Кунаха та почесного доктора Університету Менделя (м. Брно, Чехія) професора Ярослава Долежела (Інститут експериментальної ботаніки Чеської академії наук в Оломоуці).



Грегор Мендель

Отже, українська наукова спільнота також долучилася до відзначення 200-річчя від дня народження Грегора Менделя і віддала належне його ролі в подальшому розвитку генетичної науки.

І хоча детальному життєпису Грегора Менделя присвячено чимало робіт [1–4], варто все ж дуже коротко нагадати основні віхи його життєвого шляху. Народжений у селянській родині у маленькому містечку Гинчице (частина села Вражне) у районі Новий Їчин, Чехія (в ті часи – Хейнцендорф, Австро-Угорщина), Йоганн Мендель був хрещений 22 липня. Після навчання у сільській школі він у 1840 р. закінчив шість класів гімназії в Троппау (нині – Опава). Після цього два роки навчався у філософських класах Інституту Ольмюца (нині – Оломоуц), а в 1843 р. постригся в ченці августинського монастиря Св. Томаса в Брюнні (нині – Брно, Чехія), взявши ім'я Грегор. У 1844–1848 рр. навчався в Брюннському богословському інституті, в 1847 р. став священником. Грегор Мендель самостійно вивчав багато дисциплін, проте, складаючи іспити на звання викладача, отримав незадовільні оцінки з біології та геології.

Деякий час, у 1849–1851 рр., Мендель викладав математику, латинську та грецьку мови у гімназії міста Зноймо (тоді – Цнайм). У період з 1851 до 1853 р. навчався природничої історії у Віденському університеті, в тому числі під керівництвом Франца Унгера (Franz Unger, 1800–1870) – знаного в ті часи ботаніка і цитолога. В університеті він слухав лекції Христіана Допплера (Christian Doppler, 1803–

1853) – всесвітньо відомого австрійського математика і фізика. Саме під час перебування у Відні Грегор Мендель зацікавився процесом гібридизації рослин і, зокрема, аналізом різних типів гібридних нащадків та оцінкою їх кількісних співвідношень.

У 1854 р. Грегор Мендель отримав місце викладача фізики та природничої історії у Вищій реальній школі в Брно, незважаючи на те, що він не був дипломованим фахівцем. Втім, ще дві його спроби скласти іспит з біології в 1856 р. закінчилися провалом, і Мендель залишався, як і раніше, ченцем, пізніше (1868 р.) ставши абатом августинського монастиря. На території монастиря, де жив і працював Грегор Мендель, сьогодні створено Музей Менделя¹. Саме тут, у монастирському саду, захопившись вивченням змін ознак рослин, з 1856 по 1863 р. Грегор Мендель проводив свої дослідження на гороху, за результатами яких він сформулював закони, що пояснюють закономірності успадкування ознак, відомі нам як «закони Менделя».

У своїх дослідках Мендель розглядав успадкування 7 ознак гороху: висота рослини, форма та колір стручка, форма та колір насіння, положення і колір квітки. Проаналізувавши загалом понад 10 тис. рослин та 300 тис. горошин, йому вдалося виявити закономірності змін їх фізичних особливостей, що передаються з покоління в покоління. Схрещуючи рослини, які відрізнялися за однією ознакою, вчений спостерігав, що у фенотипі всіх гібридів першого покоління (F₁) проявляється лише один з двох можливих станів такої ознаки. Наприклад, усі рослини від схрещення гороху з білими квітками і гороху з фіолетовими квітками мали фіолетові квітки. Стан ознаки, який проявлявся в першому поколінні (F₁), Мендель назвав домінантним, а той, що не проявлявся, – рецесивним. Для всіх семи пар станів проаналізованих ознак один з них виявився домінантним, інший – рецесивним. Тому *перший закон Менделя, або закон одноманітності гібридів першого покоління*, формулюється так: у першому поколінні від схрещування гомо-

¹ <https://mendelmuseum.muni.cz/en>

зигот з домінантною та рецесивною ознаками проявляється лише домінантна ознака.

Далі, після самозапилення особин покоління F_1 , дослідник збирав і висаджував насіння з кожної рослини для того, щоб проаналізувати друге покоління (F_2). У цьому випадку серед рослин з'явилися такі, що проявляли рецесивну ознаку (тобто ту, яка повністю замаскована у поколінні F_1). Щоб краще зрозуміти, як саме відбувається успадкування, Мендель порахував усі рослини, в яких проявлялася певна ознака. Виявилось, що в середньому співвідношення фенотипових класів у другому поколінні F_2 становило 3:1, тобто у чверті рослин проявлялася рецесивна ознака. Відповідно, *другий закон Менделя, або закон розщеплення*, звучить так: у разі схрещування двох гібридів першого покоління у нащадків спостерігається розщеплення фенотипових класів у співвідношенні 3:1. Після аналогічного аналізу особин F_2 із зеленими горошинами Грегор Мендель переконався, що на відміну від рослин з домінантною ознакою, останні були чистою лінією. Це свідчило про те, що за фенотиповим співвідношенням 3:1 криється більш фундаментальне генотипове співвідношення 1:2:1, що підтвердилося і для успадкування інших ознак, які аналізував вчений. Отже, його модель спадковості пояснювала не просто фенотипове розщеплення у другому поколінні з розподілом 3:1, а генотипове розщеплення у співвідношенні саме 1:2:1. Ця модель є прикладом вдалої побудови на основі експериментальних даних наукової гіпотези, яка підлягає подальшій експериментальній перевірці.

Для пояснення отриманих результатів Грегор Мендель зробив кілька припущень, які дозволили йому сформулювати модель спадковості. Саме ці припущення зрештою і лягли в основу класичної генетики. По-перше, всі ознаки не передаються безпосередньо від батьків нащадкам. Нащадки успадковують певні дискретні частинки, які несуть інформацію про конкретні ознаки і беруть участь у формуванні відповідних ознак. На той час Грегор Мендель назвав їх «факторами», а нині вони відомі як «гени». По-друге, кожен індивід має по дві ко-



Грегор Мендель серед монахів абатства Святого Томаса. 1862 р.

пії кожного виду таких частинок спадковості, тобто генів, і вони можуть бути як однаковими, так і відрізнитися одна від одної. Тепер варіанти гена, які визначають різні стани однієї й тієї самої ознаки, називають алелями. Відповідно, організми, які є носіями двох однакових алелів певного гена, називають гомозиготними за цим геном, а ті, що несуть різні алелі — гетерозиготними.

Два алелі одного гена не впливають один на одного, вони не можуть модифікувати один одного чи зливатися, залишаючись, як висловлювався Мендель, «незабрудненими». Під час утворення статевих клітин (гамет), кожна з них отримує лише одну з двох наявних у соматичних клітинах «чисту» копію кожного гена. Такий розподіл відбувається рівномірно: 50 % гамет гетерозиготного за певним геном організму нестимуть один алель, а 50 % — інший. Цей принцип називають ще правилом (законом) чистоти гамет. Запліднення відбувається випадковим чином, тобто гамети комбінуються між собою незалежно від того, які саме алелі вони несуть.

Отже, Грегор Мендель, проаналізувавши успадкування ознак у гороху, виявив закономірності домінування, а потім і розщеплення. Після цього він проаналізував кількісні закономірності розщеплення для рослин, які різнилися за одною, двома та трьома ознаками, і нарешті вивів формули для будь-яких схрещу-



Музей Грегора Менделя в Брно

вань. Ускладнюючи крок за кроком свої дослідження, Грегор Мендель піднімався сходинка за сходинкою до вершини своєї теорії — передбачення принципів успадкування генетичного матеріалу.

Результати своїх досліджень Грегор Мендель доповів 8 березня 1865 р. на засіданні Брюннського товариства натуралістів, а наприкінці наступного року конспект його доповіді було опубліковано у черговому томі збірника праць цього товариства під назвою «Досліди над рослинними гібридами» [5]. Цей том збірника потрапив до 120 університетських бібліотек світу. Сам Мендель замовив 40 окремих відбитків своєї статті, з яких майже всі розіслав відомим дослідникам-ботанікам, але його робота так і не викликала інтересу у його сучасників.

Зробивши відкриття надзвичайної важливості, Грегор Мендель і сам спочатку був у

цьому переконаний. Однак згодом він зробив кілька спроб підтвердити своє відкриття на інших біологічних видах і провів з цією метою серію дослідів зі схрещування різновидів нечуйвітру (*Hieracium*) — рослини родини айстрових [6], а потім — зі схрещування різновидів бджіл [7]. В обох випадках на нього чекало трагічне розчарування: результати, отримані на горосі, не підтверджувалися на інших видах. Причина цього полягала в тому, що механізми запліднення як нечуйвітру, так і бджіл, мали свої особливості, ще не відомі тогочасній науці, а в методах схрещування, якими користувався Мендель, ці особливості не враховувалися. Ще однією причиною того, що колеги Менделя не зрозуміли його досліджень, а тому й не оцінили їх, було те, що вчений випередив свій час і застосував математику в біологічних дослідженнях [8]. Ніхто до нього не робив такого точного аналізу в біології.

Після обрання Грегора Менделя настоятелем монастиря у 1868 р. він більше не займався біологічними дослідженнями. Лише на початку ХХ ст., з розвитком уявлень про гени і після того як кілька інших вчених незалежно один від одного заново відкрили вже виведені Менделем закони успадкування, наукова спільнота усвідомила всю важливість зроблених ним висновків. Тому далі варто навести спрощений хронологічний ланцюжок, який ілюструє розвиток наукової думки від менделівських дослідів з горохом до сучасних здобутків генетики — загальної генетики, геноміки [9] і навіть синтетичної біології [10].

1869 р. — Фрідріх Мішер ізолював ДНК з клітин крові і назвав цю субстанцію «нуклеїн» [11];

1900 р. — Гуго де Фріз, Карл Корренс та Еріх фон Чермак незалежно один від одного отримали результати, аналогічні результатам Грегора Менделя, і визначили їх як закони генетики [12–14];

1902 р. — Вальтер Саттон і Теодор Бовері сформулювали хромосомну теорію спадковості, встановивши, що хромосоми відіграють роль одиниць спадковості, які описував Грегор Мендель [15–17];

1905 р. — Вільям Бейтсон уперше використав термін «генетика»² на позначення науки про спадковість та варіабельність [18, 19];

1911 р. — Томас Хант Морган встановив, що гени локалізовані на хромосомах; він та його колеги виявили також взаємозв'язок між генетикою і статтю [20, 21];

1944 р. — Освальд Евері, Колін Маклеод і Маклін Маккарті експериментально довели, що ДНК є носієм генетичної інформації [22];

25 квітня 1953 р. — Френсіс Крік, Джеймс Ватсон, Моріс Вілкінс та Розалін Франклін опублікували дослідження щодо структури ДНК [23–25];

1966 р. — Маршалл Ніренберг з колегами розшифрували генетичний код³ [26];

1977 р. — Фредерік Сенгер, Алан Мексем та Волтер Гілберт розробили новий метод секвенування ДНК [27, 28];

1983 р. — Керрі Малліс запропонував метод ПЛР (полімеразна ланцюгова реакція), який дозволяє швидко і недорого ампліфікувати послідовності ДНК [29];

2000 р. — оголошено про секвенування геному першої квіткової рослини — арабідопсису [30];

2001 р. — оголошено про секвенування геному людини [31, 32];

2003 р. — завершено проєкт з розшифрування геному людини [33];

2010 р. — створено бактеріальну клітину із синтетичним геномом [34];

2012 р. — Дженніфер Дудна та Еммануель Шарпантьє використали для редагування геному метод CRISPR/Cas9, який дозволяє цілеспрямовано вносити зміни до структури ДНК [35];

2022 р. — описано повний геном людини [36].

З нагоди 200-річчя з дня народження Грегора Менделя на нинішній рік було заплановано багато цікавих заходів, значну частину яких на цей час уже проведено. Зокрема, в м. Брно серед низки святкових заходів на особливу увагу заслуговувала довгоочікувана міжнародна конференція з генетики, яка відбулася 20–23



Кімната в монастирі, де жив і працював Г. Мендель

липня на місці абатства Святого Томаса, де Мендель жив і проводив свої дослідження⁴. Інститут молекулярної біології рослин імені Грегора Менделя Австрійської академії наук⁵, віддаючи данину інноваційним засобам комунікації, відзначився встановленням монументу у вигляді 7-метрової горошини на симпозиумі на честь ювілею Менделя в Університеті природних ресурсів і наук про життя (BOKU) у Відні⁶. Потім цю горошину перемістили на площу перед входом до августинського абатства у м. Брно. Фонд Грегора Менделя (Німеччина) вшанує пам'ять ученого на церемонії 17 листопада 2022 р. в Берліні, в рамках якої опікунська рада присудить премію Менделя за інновації видатним ученим у галузі генетики рослин⁷. Цій визначній даті було присвячено також редакційні статті і навіть цілі ви-

² <https://exhibitions.lib.cam.ac.uk/linesofthought/artifacts/naming-genetics/>

³ <https://profiles.nlm.nih.gov/spotlight/jj/catalog/nlm:nlmuid-101584910X475-img>

⁴ <https://mendel.brno.cz/>

⁵ <https://www.oeaw.ac.at/gmi/home>

⁶ <https://gregormendel200.org/>

⁷ <https://www.gregor-mendel-stiftung.de/>



Монумент на честь 200-річчя Грегора Менделя у вигляді 7-метрової горошини

пуски провідних профільних журналів, таких як *Nature*, *Nature Genetics*, *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, *Plant Physiology*, *Plant Cell* та ін.

Вчені НАН України працюють у різних галузях генетики практично від часу заснування Академії [37, 38]. Першими генетичними дослідженнями у закладах Академії наук України були роботи з каріології, зокрема з вивчення морфології хромосом рослин. Цей напрям було започатковано класичними дослідженнями Сергія Гавриловича Навашина у період його діяльності на посаді професора у Київському університеті в 1885–1915 рр., і надалі він розвивався в системі Академії наук завдяки роботам його учнів та послідовників — Г.А. Левітського, Л.М. Делоне, В.В. Фінна, Я.С. Модилевського, В.І. Фаворського та ін. С.Г. Навашина було обрано академіком ВУАН у 1924 р. Він та його учні заклали в Україні сучасну школу цитогенетики.

Вивчення теоретичних питань генетики, власне генетичні дослідження, в Україні розпочалися у 20-х роках ХХ ст. [38]. У 1929 р. у Києві при Академії наук з метою координації генетичних і селекційних досліджень було створено комісію з експериментальної біології і генетики. Очолив її обраний у 1922 р. академіком ВУАН Іван Іванович Шмальгаузен; одним із членів комісії був Микола Іванович Вавилов (академік ВУАН з 1929 р.). Завдяки зусиллям І.І. Шмальгаузена в Академії було сформовано потужну школу генетиків-еволюціоністів.

Уже після сумнозвісної сесії ВАСГНІЛ 1948 р., коли офіційно було заборонено генетику, Сергій Михайлович Гершензон, який працював тоді в Інституті зоології, почав вивчати вірусні хвороби [38]. У дослідках з виділення ДНК з вірусу ядерного поліедрозу китайської дубової прядки у 1953 р. він першим у світі виявив феномен самозбирання (відтворення) патогенного вірусу з нуклеїнової кислоти і білка [39]. С.М. Гершензон уперше продемонстрував можливість трансдукції вірусами спадкових властивостей у багатоклітинного організму — прядки шовкової; раніше це явище було відоме лише у мікроорганізмів. Пізніше, на початку 1960-х років, під час нетривалого періоду роботи в Інституті мікробіології і вірусології С.М. Гершензон у серії експериментів з вірусами комах уперше у світі похитнув центральну догму молекулярної генетики про передачу генетичної інформації від ДНК до РНК [39]. Саме завдяки цим роботам С.М. Гершензону вдалося отримати дані про можливість зворотної транскрипції, але, на жаль, через недостатні робочі можливості ці дослідження не було завершено. Нобелівську премію 1975 р. за відкриття ефекту зворотної транскрипції отримали американські дослідники Г. Темін і Д. Балтімор [40, 41].

У післялисенківський період генетичні дослідження відновилися, і в 1973 р. в Академії було створено Інститут молекулярної біології і генетики. Його засновниками були відомі українські вчені: вже згаданий С.М. Гершензон, якого в 1976 р. було обрано академіком АН УРСР; член-кореспондент АН УРСР Во-

лодимир Павлович Зосимович і професор Петро Климентійович Шкварніков, які до того розвивали дослідження з генетики та селекції рослин в Інституті ботаніки; майбутній академік АН УРСР Геннадій Харлампійович Мацука, який став першим директором новоствореної установи (1973–2003).

Напрямок з генетики та селекції рослин продовжив розвиватися в Інституті фізіології рослин та генетики, до складу якого в 1986 р. увійшли генетичні відділи Інституту молекулярної біології і генетики. У 1990 р. на базі відділення клітинної біології та інженерії Інституту ботаніки було організовано Інститут клітинної біології та генетичної інженерії. А вже у роки незалежності України було створено Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України, ядром якого став відділ геноміки та молекулярної біотехнології Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України.

Нині дослідження в різних галузях генетики плідно розвиваються і в інших установах Академії, зокрема в Інституті біології клітини, Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка тощо.

Фахівці НАН України плідно співпрацюють з провідними університетами, такими як Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Національний технічний університет України «Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського», Національний університет «Києво-Могилянська академія», Національний університет біоресурсів і природокористування України, викладають студентам різні розділи генетики та започатковують спільні програми з підготовки докторів філософії. Для студентів Київського національного університету імені Тараса Шевченка, які спеціалізуються в галузі генетики, біохімії, молекулярної біології та біотехнології, розроблено єдиний у нашій країні курс з геноміки.

Також у післялисенківський період в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України під керівництвом члена-кореспондента НАН України В.П. Зосимовича було започатковано видання наукового збірника «Цитологія і гене-

тика» (1964), який незабаром, у 1967 р., перетворився на журнал [42, 43]. Сьогодні журнал «Цитологія і генетика» (головний редактор — академік НАН України Я.Б. Блюм) є одним з найбільш рейтингових видань НАН України, що входить до таких відомих наукометричних баз даних, як Scopus та WoS [43, 44].

Важливу роль у координації та організації генетичних досліджень в Україні, налагодженні та зміцненні наукових зв'язків і контактів як серед учених України, так і між українськими дослідниками та їхніми колегами з інших країн, відіграє Українське товариство генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова (УТГіС), засноване у 1967 р. [38]. Першим президентом Товариства був професор П.К. Шкварніков. За часів незалежності України його очолювали також академік НАН України і НААН України О.О. Созінов та академік НАН України В.В. Моргун, а з 2007 р. — член-кореспондент НАН України В.А. Кунах. На початку 2022 р. УТГіС налічувало близько 1200 членів, об'єднаних у 23 регіональні відділення. Товариство щороку організовує міжнародні конференції «Фактори експериментальної еволюції організмів» і разом з Всеукраїнською асоціацією біологів рослин відновило традицію проведення симпозіумів «Геном рослин». Спільно з Інститутом молекулярної біології і генетики НАН України Товариство видає науково-практичний журнал «Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів», а також збірник наукових праць «Фактори експериментальної еволюції організмів».

Отже, нині, у «золотий вік» біології генетика та суміжні біологічні дисципліни є надзвичайно важливими і потребують подальшого розвитку в Україні. Зокрема, необхідно посилити роль Академії у розвитку та координації сучасних генетичних досліджень в нашій країні. НАН України вже порушувала питання про створення геномного центру та ключових лабораторій для дослідження геномів різної складності організації — від мікроорганізмів, рослин до геному людини. Важливим є також подальше розширення співпраці установ НАН України з кафедрами генетичного профілю

провідних закладів вищої освіти, поглиблення взаємодії з УТГіС, яке має глибоке академічне підґрунтя, шляхом координації та спільного розгляду питань щодо перспектив розвитку сучасної генетики. Все це сприятиме не лише

активізації фундаментальних досліджень у галузі генетики, а й інноваційному розвитку сучасних біотехнологій, успішному впровадженню та масштабуванню наукових розробок українських вчених.

REFERENCES

[СПИСОК ЛІТКРАТУРИ]

1. Iltis H. *Gregor Johann Mendel. Leben, Werk und Wirkung*. Berlin: Verlag Julius Springer, 1924.
2. Henig R.M. *The monk in the garden: The lost and found genius of Gregor Mendel, the father of genetics*. Boston: Houghton Mifflin, 2000.
3. Klein J., Klein N. *Solitude of a humble genius – Gregor Johann Mendel*. Vol. 1. Formative years. Berlin: Springer, 2013. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-35254-6>
4. Opalko A.I. Personality of Gregor Mendel: myths and realities. The 150th anniversary of Mendel's disclosure of his results of «experiments on plant hybrids». *Faktori eksperimental'noi evolucii organizmiv*. 2015. **16**: 13–20 (in Ukrainian).
[Опалко А.І. Постать Грегора Менделя: міфи і реалії. До 150-річчя оприлюднення Грегором Менделем результатів «Дослідів над рослинними гібридами». *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2015. Т. 16. С. 13–20.]
5. Mendel G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins zu Brünn*. 1866. **4**: 3–47. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.61004>
6. Nogler G.A. The lesser-known Mendel: his experiments on *Hieracium*. *Genetics*. 2006. **172**(1): 1–6. <https://doi.org/10.1093/genetics/172.1.1>
7. Vecerek O. Johann Gregor Mendel as a beekeeper. *Bee World*. 1965. **46**(3): 86–96. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1965.11095345>
8. Vyskot B., Siroky J. Bicentennial of Gregor Johann Mendel's birth: Mendel's work still addresses geneticists in 2022. *Front. Plant Sci*. 2022. **13**: 969745. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.969745>
9. Sussmilch F.C., Ross J.J., Reid J.B. Mendel: from genes to genome. *Plant Physiol*. 2022. kiac424. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiac424>
10. McEuen P., Dekker C. Synthesizing the future. *ACS Chem. Biol*. 2008. **3**(1): 10–12.
11. Dahm R. Friedrich Miescher and the discovery of DNA. *Dev. Biol*. 2005. **278**(2): 274–288. <https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2004.11.028>
12. Correns C.G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900. **18**: 158–168.
13. de Vries H. Sur la loi de disjonction des hybrides. *Comptes rendus de l'Acad. des sc. Paris*. 1900. **130**(13): 845–847.
14. Tschermak E. Über Kunstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1900. **18**: 232–239.
15. Boveri T. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. *Verh. Phys. Med. Gesellschaft Würzburg*. 1902. **35**: 67–90.
16. Sutton W.S. On the morphology of the chromoso group in *Brachystola magna*. *The Biological Bulletin*. 1902. **4**(1): 24–39. <https://doi.org/10.2307/1535510>
17. Sutton W.S. The chromosomes in heredity. *The Biological Bulletin*. 1903. **4**(5): 231–250. <https://doi.org/10.2307/1535741>
18. Bateson W. The progress of genetic research. In: Wilks W. (ed.) *Report of the Third International Conference 1906 on Genetics*. London, England: Royal Horticultural Society, 1906. P. 90–97.
19. Bateson W. The progress of genetics since the rediscovery of Mendel's papers. *Progr. Res. Bot*. 1906. **1**: 368–418.
20. Morgan T.H. Chromosomes and associative inheritance. *Science*. 1911. **34**(880): 636–638. <https://doi.org/10.1126/science.34.880.63>
21. Morgan T.H. Sex-limited inheritance in *Drosophila*. *Science*. 1910. **32**(812): 120–122. <https://doi.org/10.1126/science.32.812.120>

22. Avery O.T., MacLeod C.M., McCarty M. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types – induction of transformation by a desoxyribonucleic acid fraction isolated from *Pneumococcus* type III. *J. Exp. Med.* 1944. **79**(2): 137–158. <https://doi.org/10.1084/jem.79.2.137>
23. Watson J., Crick F. Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature*. 1953. **171**(4356): 737–738. <https://doi.org/10.1038/171737a0>
24. Wilkins M.H., Stokes A.R., Wilson H.R. Molecular structure of deoxyribose nucleic acids. *Nature*. 1953. **171**(4356): 738–740. <https://doi.org/10.1038/171738a0>
25. Franklin R.E., Gosling R.G. Molecular configuration in sodium thymonucleate. *Nature*. 1953. **171**(4356): 740–741. <https://doi.org/10.1038/171740a0>
26. Nirenberg M. Historical review: Deciphering the genetic code – a personal account. *Trends Biochem. Sci.* 2004. **29**(1): 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2003.11.009>
27. Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1977. **74**(12): 5463–5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
28. Maxam A., Gilbert W. A new method for sequencing DNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1977. **74**(2): 560–564. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.2.560>
29. Mullis K.B. The unusual origin of the polymerase chain reaction. *Scientific American*. 1990. **262**(4): 56–61. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0490-56>
30. The Arabidopsis Genome Initiative. Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*. 2000. **408**: 796–815. <https://doi.org/10.1038/35048692>
31. International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*. 2001. **409**: 860–921. <https://doi.org/10.1038/35057062>
32. Venter J.C. et al. The sequence of the human genome. *Science*. 2001. **291**(5507): 1304–1351. <https://doi.org/10.1126/science.1058040>
33. Powlledge T.M. Human genome project completed. *Genome Biol.* 2003. **4**: spotlight-20030415-01. <https://doi.org/10.1186/gb-spotlight-20030415-01>
34. Gibson D.G. et al. Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome. *Science*. 2010. **329**(5987): 52–56. <https://doi.org/10.1126/science.1190719>
35. Jinek M., Chylinski K., Fonfara I., Hauer M., Doudna J., Charpentier E. A programmable dual-RNA-guided DNA endonuclease in adaptive bacterial immunity. *Science*. 2012. **337**(6069): 816–821. <https://doi.org/10.1126/science.1225829>
36. Nurk S. et al. The complete sequence of a human genome. *Science*. 2022. **376**(6588): 44–53. <https://doi.org/10.1126/science.abj698>
37. Golda D.M. *Henetyka. Istoriia. Vidkryttia. Personalii. Terminy (Genetics. History. Discoveries. Personalities. Terms)*. Kyiv: Fitosociocentr, 2004 (in Ukrainian).
[Голда Д.М. *Генетика. Історія. Відкриття. Персоналії. Терміни*. Київ: Фітосоціоцентр, 2004.]
38. Kunakh V.A. *Rozvytok genetyky v Natsionalnii akademii nauk Ukrainy. Do 90-richchia vid chasu zasnuvannia Ukrain'skoi akademii nauk (Development of genetics at the National Academy of Sciences of Ukraine. To the 90th anniversary of the founding of the Ukrainian Academy of Sciences)*. Kyiv: Akadempriodyka, 2009 (in Ukrainian).
[Кунах В.А. *Розвиток генетики в Національній академії наук України. До 90-річчя від часу заснування Української академії наук*. Київ: Академперіодика, 2009.]
39. Malyuta S. Three whales of Academician Gershenzon. *Tsitologii i genetika*. 2017. **51**(2): 14–18 (in Ukrainian).
[Малюта С. Три кити академіка Гершензона. *Цитологія і генетика*. 2017. Т. 51, № 2. С. 14–18].
40. Temin H.M., Mizutani S. RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. *Nature*. 1970. **226**(5252): 1211–1213. <https://doi.org/10.1038/2261211a0>
41. Baltimore D. RNA-dependent DNA polymerase in virions of RNA tumour viruses. *Nature*. 1970. **226**(5252): 1209–1211. <https://doi.org/10.1038/2261209a0>
42. Kordyum E.L. Cytology and genetics: Collection of papers. *Tsitologii i genetika*. 2017. **51**(2): 12–13 (in Russian).
[Кордюм Е.Л. Сборник «Цитология и генетика». *Цитология і генетика*. 2017. Т. 51, № 2. С. 12–13].
43. Kunakh V.A. 50 years to our journal! *Tsitologii i genetika*. 2017. **51**(2): 9–11 (in Ukrainian).
[Кунах В.А. Нашому журналу – 50 років! *Цитологія і генетика*. 2017. Т. 51, № 2. С. 9–11.]
44. Blume Y.B. Double helix of the journal Cytology and Genetics: 50 years later. *Cytology and Genetics*. 2017. **51**(2): 83–86. <https://doi.org/10.3103/S0095452717020098>

Yaroslav B. Blume

Institute of Food Biotechnology and Genomics
of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7078-7548>

GREGOR MENDEL AND HIS ROLE IN THE DEVELOPMENT
OF GENETIC SCIENCE: TO THE 200TH ANNIVERSARY OF HIS BIRTH

According to the materials of scientific report at the meeting of the Presidium of NAS of Ukraine,
September 21, 2022

The report is devoted to the 200th anniversary of the birth of Gregor Johann Mendel (1822-1884), the founder of modern genetics. It is emphasized that Gregor Mendel's scientific heritage is of unique importance and has acquired a new meaning and practical embodiment in various branches of this science: from general genetics to genomics and synthetic biology. The formation and development of genetics in the NAS of Ukraine is briefly described.

Keywords: Gregor Mendel, genetics, Mendel's laws, scientific heritage.