

А. ЗАМОРСКИЙ

АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ СИМВОЛИКА ЗАКОНОВ СКРЕЩИВАНИЯ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 16 IV 1937)

Одновременно с законами наследственности Мендель дал ⁽¹⁾ рациональную алгебраическую символику их. Современные авторы ^(2,3) усовершенствовали ее. Однако Серебровский слишком усложнил действия большим количеством специально биологических символов. Гливенко, наоборот, ввел алгебру чисто формально, местами без биологического смысла, кроме того, только для частного случая. На материале указанных трех авторов мы строим следующее изображение законов скрещивания, преследующее цель биологической наглядности и алгебраической простоты.

Пусть имеется диплоидный набор трех хромосом $\overline{a_1 a_2}$, $\overline{b_1 b_2}$ и $\overline{c_1 c_2}$. Горизонтальной чертой мы показываем парную связанность их. Условимся обозначать этот набор соединением символов дихромосом знаком умножения, отмечающим ядерную единость их: $D = \overline{a_1 a_2} \cdot \overline{b_1 b_2} \cdot \overline{c_1 c_2}$. Легко заметить, что в этой символической записи мы можем применить переместительный закон умножения (с одним лишь ограничением—не разъединять парные символы) без нарушения смысла формулы. Пусть хромосомы типа D расщепляются, и в результате образуются все возможные гаплоидные наборы хромосом G : $a_1 b_1 c_1$, $a_1 b_1 c_2$, $a_1 b_2 c_1$, $a_2 b_1 c_1$, $a_1 b_2 c_2$, $a_2 b_1 c_2$, $a_2 b_2 c_1$ и $a_2 b_2 c_2$.

Обозначим редукцию стрелкой (\rightarrow) и свяжем полученные гаплоидные формы знаком (+), символизирующим общность их происхождения и раздельность существования:

$$D = \overline{a_1 a_2} \overline{b_1 b_2} \overline{c_1 c_2} \rightarrow a_1 b_1 c_1 + \dots + a_2 b_2 c_2 = a_1 (b_1 c_1 + \dots + b_2 c_2) + a_2 (b_1 c_1 + \dots + b_2 c_2) = (a_1 + a_2) (b_1 + b_2) (c_1 + c_2) = G.$$

Скрестим полученную собирательную форму G с другой $G' = (a_3 + a_4) \cdot (b_3 + b_4) \cdot (c_3 + c_4)$. Двойные хромосомы строятся из одинарных так же, как произведение из сомножителей, поэтому:

$$G \cdot G' = [(a_1 + a_2) (b_1 + b_2) (c_1 + c_2)] \cdot [(a_3 + a_4) (b_3 + b_4) (c_3 + c_4)].$$

Отмечая горизонтальной чертой над двумя перемножающимися биннами слитность каждого из получающихся в результате перемножения двубуквенных символов, получим окончательную формулу потомства:

$$F = \overline{(a_1 + a_2) (a_3 + a_4)} \cdot \overline{(b_1 + b_2) (b_3 + b_4)} \cdot \overline{(c_1 + c_2) (c_3 + c_4)}.$$

Ее мы легко можем распространить на любое число n хромосом:

$$F = \overline{(a_1 + a_2)(a_3 + a_4)} \cdot \overline{(b_1 + b_2)(b_3 + b_4)} \cdot \dots \cdot \overline{(m_1 + m_2)(m_3 + m_4)}.$$

Решим в этой символике пример № 1 Серебровского:

$$D_1 = \overline{AA \overline{BB}} + \overline{2Aa \overline{BB}} + \overline{2AA \overline{Bb}} + \overline{4Aa \overline{Bb}},$$

$$D_2 = \overline{aa \overline{BB}} + \overline{2aa \overline{Bb}} + \overline{aa \overline{bb}},$$

$$D_1 \rightarrow G_1 = (A + A)(B + B) + 2(A + a)(B + B) + 2(A + A)(B + b) + 4(A + a)(B + b),$$

$$D_2 \rightarrow G_2 = (a + a)(B + B) + 2(a + a)(B + b) + (a + a)(b + b),$$

$$F = G_1 G_2 = [4AB + 4(A + a)B + 4A(B + b) + 4(A + a)(B + b)] \cdot [4aB + 4a(B + b) + 4ab] =$$

$$= 16(\overline{4Aa \overline{BB}} + \overline{6Aa \overline{Bb}} + \overline{3aa \overline{Bb}} + \overline{2Aa \overline{bb}} + \overline{2aa \overline{BB}} + \overline{aa \overline{bb}}).$$

Перейдем к частным, иллюстрирующим общую формулу случаям. Предварительно отметим, что обозначению хромосомы, например через a , можно придать смысл наличия в ней интересующего нас гена a , по которому мы и определяем хромосому. Однако кроме него в хромосоме есть и другие гены, которые сцеплены с данным и поэтому определяются им, т. е., задавая a , мы тем самым задаем их все. Если нам требуется отметить все гены хромосомы, то мы должны в нашей символике изобразить их так: $axyz\dots$, где горизонтальная черта указывает на слитность генов и недействительность переместительного закона умножения в символике их.

I. Полагая в общей формуле $n=1$, т. е. рассматривая в ядре лишь одну хромосому, мы получим: $F = \overline{(a_1 + a_2) \cdot (a_3 + a_4)}$ —моногибридное скрещивание. Наложим дальнейшее ограничение, например пусть ряд генов рассматриваемой аллеломорфной пары будет тождественен друг другу во взятых типичных четырех хромосомах: $a_1 = a_2 = a_3$, тогда $f = \overline{(a_1 + a_1) \cdot (a_1 + a_4)}$. Считая $a_1 > a_4$, т. е. доминирование a_1 над a_4 , получим в обозначениях Менделя: $f = \overline{(A + A) \cdot (A + a)}$. Положим далее в F $a_1 = a_5$, $a_2 = a_6$ и т. д.; нетрудно увидеть в этом изображении мутационного изменения гена и создание серий аллеломорфов. Те же формы мы получим как следствие расщепления гена: $a_1 = a_5 + a_6$ и т. д. Возьмем обратный пример: положим в F $a_1 + a_2 = a_3 a_3$. Получим: $f = \overline{a_3 a_3 a_3} + \overline{a_3 a_3 a_4}$ или в общепринятых обозначениях для дрозофилы $\overline{XXX} + \overline{XXY}$ —сцепленные хромосомы.

Для примера участия двух генов хромосомы в образовании потомства скрестим красноглазую самку дрозофилы с белоглазым самцом. По нашей формуле F мы будем иметь $f = \overline{(WX + \overline{WX}) \cdot (\overline{wX} + \overline{I \cdot Y})} = \overline{2(WX \overline{wX} + \overline{WX} Y)}$, т. е. красноглазые самец и самка. Важно отметить, что запись полученных зигот, состоящих из одной парной хромосомы, должна существенно отличаться от зигот дигибридного скрещивания, где имеем две отдельные парные хромосомы (например $\overline{a_1 a_4} \cdot \overline{b_1 b_3}$), т. е. знак слитности—горизонтальная черта—претерпевает разрыв при переходе от одной парной хромосомы к другой.

II. В общей формуле полагаем $n=2$ и получаем: $F = \overline{(a_1 + a_2)(a_3 + a_4) \cdot (b_1 + b_2)(b_3 + b_4)}$ —дигибридное скрещивание. Пусть нам нужно получить форму потомства при $a_1 = a_3 > a_2 = a_4 = b_4 = b_2 < b_1 = b_3$, где знак равенства показывает одинаковость генов в хромосомах одинаковых или разных пар. Заменяя a_1 на P , b_1 на R и a_2 на p , мы получим $f = \overline{(P + p)(R + p)(P + p)}$.

$(R+p)$, т. е. формулу наследования гребней у кур. Полагая $a_1 = a_3 > b_1 = b_3 > b_4 = b_2 > a_4 = a_2$, будем иметь эпистаз у белых виандотов и леггорнов. Аналогично мы получим и формулу для какого-нибудь случая криптомерии.

III. Подразумевая в предыдущей формуле под a и b не две различные хромосомы, а две части одной хромосомы, мы получим формулу кроссинговера моногибридного скрещивания. Результат перемножения даст нам все возможные случаи строения диплоидной хромосомы: из целых хромосом, из целой и кроссинговой, из двух кроссинговых. Эти хромосомы несмотря на четыре символа, входящие в их обозначение, будут только парными хромосомами моногибридного скрещивания, поэтому мы их символы соединим одной горизонтальной чертой, например $a_1 a_4 b_2 b_3$, — переместительный закон умножения к символам не приложим.

Полагая в общей формуле $n=3$ частям одной и той же хромосомы, мы получим двойной перекрест и т. д. Исходя из одинаковости формул, можно сказать, что кроссинговер хромосом является аналогией спаривания гамет, т. е. при нем мы имеем скрещивание в квадрате.

Управление Гидрометеорологической службы
Азово-Черноморского края.
Ростов-на Дону.

Поступило
16 IV 1937.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Мендель, Опытты над растительными гибридами (1935). ² А. С. Серебровский, ДАН, II, № 1 (1934). ³ В. Гливенко, ДАН, IV, № 8 (1936).