

П. Ф. РОКИЦКИЙ

О ВЛИЯНИИ ГОМО- и ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 17 V 1939)

Общеизвестно, что проблема гетерозиготности имеет большое значение как для теории, так и для практики (2, 3, 4). Различное понимание значения гетерозиготности для развития организма приводит к существенным различиям в понимании путей и методов селекционной работы с сельскохозяйственными животными и растениями. В большинстве имеющихся исследований гетерозиготность или соответственно гомозиготность рассматривается обычно в целом, т. е. сразу по многим генам, и изучается ее суммарный эффект на жизнеспособность, продуктивность и иные свойства организма. Мы же решили попытаться установить насколько возможно точно эффект отдельного гена или во всяком случае очень немногих генов с тем, чтобы изучить их поведение в гомо- и гетерозиготном состоянии. Подобный подход имеет значение также потому, что позволит выяснить, в какой степени фактически обоснованы предположения некоторых авторов [Кисловский и др. (5, 6, 7)] об облигатно-гетерозиготном действии генов, т. е. о более благоприятном для развития свойств организма их действии в гетерозиготном состоянии.

Для опытов были первоначально использованы следующие 10 генов (9 локусов) половой хромосомы дрозофилы (*Drosophila melanogaster*): *y*, *pn*, *w*, *w^e*, *rb*, *v*, *m*, *f*, *B*, *Bx*. Позже были включены в опыт также гены: *sc*, *fa*, *bi*, *w^e*, *cv*, *ct*, *ct*, *fw*, *sy*, *car*. Вданных, приводимых ниже, фигурирует только часть из перечисленных генов. Дело в том, что для анализа влияния генов в гетерозиготе надо было выявить и изучить влияние взятых генов на различные признаки, для чего применена особая методика, хотя и простая, но потребовавшая для своего проведения свыше 3 лет. Она заключалась в скрещивании в течение многих поколений гетерозиготных по тому или другому гену самок с самцами высокоинбредной и селекционированной нормальной линии (Кавказ—ХII), в которой инбридинг продолжался и дальше. С помощью такого разведения очевидно происходила замена хромосом и генов исходных мутационных линий хромосомами и генами инбредной линии, кроме локуса с данным геном и небольших участков справа и слева от него. Однако, если прежде считалось достаточным для выделения изолированного локуса и замены всего остального генотипа проведение 10—12 поколений, то после математического исследования Холдена (1) стало ясно, что для этого нужно очень большое число поколений. Вот почему мы проводили скрещивание гетерозиготных самок с сам-

цами инбредных линий в течение многих десятков поколений (по некоторым из генов 60—70). В некоторых поколениях, обычно через 7—8, проводилось сравнение появившихся двух категорий самцов—нормальных и с данным мутационным геном,—по различным качественным и мерным признакам: числу грудных и брюшных (на одном из члеников брюшка) щетинок, длине и ширине крыла, ширине головы, длине груди. Измерения выражались в единицах окуляр-микрометра.

В отдельных случаях оказывалось, что разница между двумя категориями самцов стойко сохранялась в течение большого числа поколений (30—40), что позволяло установить влияние узко-ограниченного участка хромосомы с данным геном (или его самого) на тот или другой изучаемый признак, а позже сравнить это влияние в гомо- и гетерозиготном состоянии (на самках). Изучение эффекта генов на различные признаки имеет самостоятельный интерес. По этому вопросу был получен ряд данных, которые излагаются в отдельном сообщении. Здесь же будут рассмотрены лишь результаты сравнительного анализа действия генов в гомо- и гетерозиготном состоянии на тот признак, по которому было обнаружено влияние этого гена. Кроме того по некоторым генам было изучено влияние гомо- и гетерозиготного состояния на общеприродные свойства, показателем которых был взят «выход» мух, т. е. количество потомства, получаемого от одной самки за определенное количество дней кладки яиц. Этот показатель объединяет плодовитость самок, с одной стороны, и жизнеспособность потомства,—с другой.

Так как в каждой пробирке выводились только 2 категории из 3, подлежащих сравнению, приходилось проводить сопоставление сходных категорий из параллельно поставленных различных типов скрещиваний, давшее в громадном большинстве случаев необходимое для правильного сравнения групп совпадение. Данные по всем изученным генам сведены для удобства в одну таблицу (в нее параллельные контрольные группы не внесены).

По мерным и количественным признакам во всех случаях наблюдалось или доминирование, близкое к полному, или, наоборот, очень слабое, близкое к «рецессированию». Интересно, что ген *miniature*, обычно считающийся рецессивным, в действительности не вполне рецессивен по влиянию на крыло. К сожалению нельзя решить вопрос о том, является ли влияние на длину груди действием того же гена или тесно с ним сцепленного.

При первой возможности факт повышенного доминирования по этому признаку был бы весьма симптоматичен.

По признаку «выхода» мух, как правило, наблюдается промежуточная степень доминирования, близкая к 50, за исключением *crossveinless*. При анализе по этому признаку гетерозиготные самки дают расщепление по самцам, а частично и по самкам—при скрещивании с мутантными самцами. В связи с этим возникает вопрос, не произошло ли искусственное снижение числа потомков от гетерозиготных самок вследствие уменьшения численности одной из категорий при конкуренции с особями другой. Специальный анализ количества потомков мужского и женского пола по каждой категории скрещиваний показал, что промежуточность гетерозигот установлена правильно, хотя действительно в некоторых случаях имеется небольшая тенденция увеличения числа нормальных сыновей по сравнению с мутантными. Очевидно требуется дальнейший анализ вопроса о роли борьбы за существование между разными группами потомков при суждении об их средней жизнеспособности.

В отношении места гетерозигот по отношению к гомозиготным формам наблюдается во всех случаях независимо от степени доминирования одна и та же картина: гетерозиготные формы развивают признак, в той или другой степени промежуточный между двумя типами гомозигот, иными сло-

Результаты сравнения гомо- и гетерозиготных самок по всем изученным генам и признакам

Гены и номер изученного поколения	w F_{45}	m F_{45}	m F_{45}	m F_{45}	m F_{53}	pn F_{50}	w F_{56}	m F_{60}	y F_{58}	w^b F_{16}	cv F_{32}	
Признак	Число грудных щетинок	Длина крыла	Ширина крыла	Длина груди	Ширина головы	Длина крыла	Выход потомства	Выход потомства	Выход потомства	Выход потомства	Выход потомства	
М соответствующих категорий самок	$\frac{a}{a}$	19.19	24.87	16.24	25.27	11.02	43.40	127.4	—	110.7	123.8	73.0
	$\frac{a}{+}$	19.49	39.54	27.29	26.21	11.04	43.41	122.8	95.4	106.9	118.4	112.3
	$\frac{+}{+}$	20.42	40.45	28.27	26.46	11.81	43.85	117.0	101.7	102.4	111.0	116.3
Число изученных особей	733	425	411	452	192	256	55 068	22 901	37 643	36 055	9 786	
Число культур .	—	—	—	—	—	—	460*	231	361	206	94	
% доминирования	76	6	8	21	Около 100	Около 100	56	—	56	58	9	

* При анализе выхода мух каждая культура соответствует одной изученной по числу потомков самке (гомозиготной или гетерозиготной).

вами, не проявляют ни плюс, ни минус гетерозиса. При этом не имеет значения, у какой из гомозиготных форм—мутантной или нормальной—признак развивается сильнее. Так, «выход» потомства у гомозигот $\frac{y}{y}$, $\frac{w}{w}$ и $\frac{w^b}{w^b}$ выше, чем у соответствующих гомозигот $\frac{+}{+}$, y $\frac{cv}{cv}$, наоборот, и т. д.

Ни в одном случае явление облигатной гетерозиготности не наблюдалось. Мы считаем, что факты облигатной гомозиготности, которые конечно в каждом отдельном случае должны быть строго доказаны, могут быть только единичными и не могут быть использованы в качестве объяснения эффекта инбридинга и гетерозиса. Этим не снимается вопрос о том, что при определенных условиях отбор может благоприятствовать гетерозиготе по сравнению с той или другой гомозиготой: если например он идет в направлении среднего значения признака, а не крайнего, или если гетерозиготы обладают иным характером изменчивости.

Московский зоотехнический институт.
Ст. Балашиха Моск.-Дзерж. ж. д.

Поступило
9 V 1939.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

¹ Bartlett & Haldane, Journ. Genet., 31, № 3 (1936). ² R. A. Fisher, The Genetical Theory of Natural Selection, Oxford (1930). ³ J. L. Lush, Animal Breeding Plans, Iowa (1937). ⁴ S. Wright, Genetics, 6, № 2 (1921). ⁵ Альтшулер, Борисенко, Поляков, Биол. журнал, IV, № 3 (1935). ⁶ Борисенко, Альтшулер, Поляков, Биол. журнал, IV, № 4 (1935).