

К. ГОЛОВИНСКАЯ

ПЛЕЙОТРОПИЯ ГЕНОВ ЧЕШУИ У КАРПА

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 14 IV 1940)

Культурные карпы (*Cyprinus carpio* L.) отличаются большим разнообразием чешуйчатого покрова. Признаки чешуи в основном зависят от двух пар аутосомных генов— A и a^d , N и n . Ген N в гомозиготном состоянии летален—карпы, гомозиготные по гену N , погибают еще в икринке, незадолго до выклеывания малька. Наличие других жизнеспособных комбинаций этих генов определяет четыре главных типа чешуйчатого покрова: чешуйчатый ($\frac{A}{A} \frac{n}{n}$ и $\frac{A}{a^d} \frac{n}{n}$), разбросанный ($\frac{a^d}{a^d} \frac{n}{n}$), линейный ($\frac{A}{A} \frac{N}{n}$ и $\frac{A}{a^d} \frac{n}{n}$) и голый ($\frac{a^d}{a^d} \frac{N}{n}$). Гены чешуи, в особенности ген N , оказывают плеiotропное действие на ряд других признаков—жизнеспособность, скорость роста, форму тела, строение плавников и жаберных тычинок. Материалы по генетике чешуи и плеiotропному действию генов чешуи представлены в работах Кирпичникова, Балкашиной, Головинской и Михайлова (1-6).

Для получения материалов по сравнительной скорости роста и форме тела карпы разных генотипов выращивались совместно в одном и том же пруду. Основные данные по весу и форме тела сравниваемых форм сведены в табл. 1, куда включены лишь собственные экспериментальные материалы.

Чешуйчатый покров. Наличие гена A определяет более сильное развитие чешуйчатого покрова, чем наличие гена a^d . Чешуйчатые карпы и чешуйчатые гибриды от скрещивания карпа с сазаном (гены A и n) всегда имеют сплошной чешуйчатый покров. Разбросанные карпы и разбросанные гибриды F_2 и F_b (гены a^d и n) имеют сильно редуцированный чешуйчатый покров. Чешуя у них располагается на определенных участках тела, главным образом, по спине и вдоль боковой линии.

Ген N вызывает очень сильную редукцию чешуйчатого покрова, в особенности при наличии гена a^d . У голых карпов (гены a^d и N) чешуя почти отсутствует. Линейные карпы и гибриды (гены A и N) по признакам чешуйчатого покрова очень близки к разбросанным. Их основной внешний признак—наличие сплошного ряда чешуй вдоль боковой линии.

Жизнеспособность. Наличие гена A в общем повышает жизнеспособность. Разбросанные карпы несколько отстают по жизнеспособности от чешуйчатых. В скрещиваниях, где в потомстве появляются и чешуйчатые и разбросанные карпы, разбросанных обычно оказывается на 8—10%

меньше ожидаемого. Разбросанные гибриды F_3 и F_b , повидимому, более устойчивы. Они меньше отстают в расщеплениях, чем разбросанные карпы; иногда они оказываются в равных или даже больших против ожидаемого соотношениях с чешуйчатыми гибридами.

Ген N резко снижает жизнеспособность, особенно при наличии гена a^d . Гетерозиготных голых карпов обычно оказывается на 10—20% меньше ожидаемого. Жизнеспособность их особенно низка на первом году жизни. Жизнеспособность линейных карпов (а также и линейных гибридов, по данным Ф. Н. Михайлова) понижена по сравнению с чешуйчатыми примерно на 5%. Однако есть указания, что в некоторых случаях линейные карпы и гибриды проявляют очень высокую жизнеспособность. Так, в 1936 г. на рыбхозе «Пара» во время эпизоотии (костиазис) в одном из прудов погибло 88% голых, 83% разбросанных, 61% чешуйчатых и лишь 54% линейных карпов. Очевидно, что выражение действия генов чешуина жизнеспособность находится в теснейшей связи со всем комплексом влияний внешней среды и наследственных свойств организма.

Таблица 4

Соотношение веса и формы тела в первый год жизни

Год	От каких производителей	Рыбхоз	Пруд	Средний вес ($M \pm m$)				Форма тела (индекс $l/N - M \pm m$)			
				Чешуйчатые	Разбросанные	Голые	Линейные	Чешуйчатые	Разбросанные	Голые	Линейные
1936	Карпы	«Пара»	Зимовальный	43,03 ± 0,72	13,66 ± 1,07	10,74 ± 0,87	—	2,86 ± 0,010	2,80 ± 0,010	2,95 ± 0,014	2,68 ± 0,020
	»	»	Выростн. 1	36,47 ± 1,74	39,00 ± 2,04	34,76 ± 1,41	—	2,61 ± 0,020	2,65 ± 0,012	2,67 ± 0,009	—
	»	»	» 2	—	59,80 ± 1,99	53,00 ± 1,67	35,82 ± 1,65	—	2,52 ± 0,011	2,54 ± 0,010	—
	»	»	» 3	—	70,90 ± 4,79	62,40 ± 3,88	—	—	2,52 ± 0,022	2,60 ± 0,023	—
1937	Карпы	«Пара»	Нерестовый 21	—	31,34 ± 0,89	23,93 ± 0,71	—	—	2,51 ± 0,010	2,58 ± 0,010	—
	»	»	Выростн. 2	—	10,15 ± 0,67	9,11 ± 0,39	—	—	—	2,72 ± 0,016	—
	»	»	» 3	50,57 ± 1,86	28,43 ± 0,78	25,04 ± 0,59	—	2,68 ± 0,010	2,57 ± 0,012	2,68 ± 0,010	—
	»	»	» 4	—	9,18 ± 0,72	7,55 ± 0,41	—	—	2,94 ± 0,014	3,03 ± 0,016	—
	♀ Карп	Загорек	45	21,03 ± 0,38	19,59 ± 0,31	—	—	2,86 ± 0,011	2,83 ± 0,014	—	—
1938	♂♂ Гибриды F_1	»	24	17,46 ± 0,37	16,75 ± 0,32	—	—	2,87 ± 0,006	2,86 ± 0,006	—	—
	Гибриды F_1	Загорек	22	11,65 ± 0,23	11,64 ± 0,32	—	—	2,81 ± 0,009	2,87 ± 0,017	—	—
1939	Карпы	»	23	—	14,24 ± 0,27	12,48 ± 0,32	—	—	—	2,87 ± 0,016	—
	Карпы (гибриды?)	»	7	11,82 ± 0,31	12,26 ± 0,37	—	—	2,67 ± 0,006	2,66 ± 0,010	—	—

Скорость роста. Скорость роста карпа в сильнейшей степени связана с условиями внешней среды (климат, питание, условия содержания и т. п.). Влияние гена (A по сравнению с геном a^d) на скорость роста случаях условиях, повидимому, невелико. Чешуйчатые карпы в некоторых наших обгоняют разбросанных по весу (на 5—8%), в других случаях достигают одинакового с ними веса или даже несколько отстают от них. Такие же данные получены для чешуйчатых и разбросанных гибридов (см. таблицу). Однако, по данным Демоль, Плен и Вальтер (⁷), в суровых климатических условиях чешуйчатые карпы могут сильно обгонять разбросанных по весу.

Влияние гена N на скорость роста очень велико. При совместном выращивании голые карпы, как правило, отстают от разбросанных, а линейные от чешуйчатых. Для голых отставание в весе составляет в первый год жизни величину порядка 20%, во второй год—порядка 10—15%. Для линейных карпов, а также линейных гибридов эта величина несколько ниже. Исследования темпа роста голых карпов показали, что, начиная с того возраста, когда сформирован чешуйчатый покров и уже можно отличить голых и разбросанных друг от друга, различий в константе роста— k и удельной скорости роста— c_v [по Шмальгаузену (⁸)] установить не удастся; отмечены только незначительные снижения этих показателей по сравнению с разбросанными при неблагоприятных условиях выращивания. Повидимому, влияние гена N сказывается очень рано, может быть, еще в икринке.

Ф о р м а т е л а. Гены A и a^d оказывают несомненное влияние на форму тела. Чешуйчатые карпы в общем имеют более вытянутое и низкое тело, чем разбросанные. Хорошим показателем этого служит соотношение длины и высоты тела—индекс b/H . Этот индекс обычно бывает выше для чешуйчатых, чем для разбросанных, как карпов, так и гибридов (см. таблицу). Ген a^d сильно влияет на форму тела, изменяя ее в том же направлении, как ген A . Индекс b/H для голых карпов выше, чем для разбросанных и чешуйчатых. Для линейных карпов, в особенности линейных гибридов (гены A и N), этот показатель наиболее высок.

С т р о е н и е п л а в н и к о в. Гены A и a^d мало различаются по действию на строение плавников. У разбросанных карпов и гибридов несколько уменьшено в среднем количество мягких ветвистых лучей в спинном плавнике и наблюдается большая вариация в этом признаке, чем у чешуйчатых. Ген N влияет на строение плавников очень сильно. У голых и линейных карпов редуцированы спинной, анальный и брюшные плавники.

Приводим формулы этих плавников для карпов всех четырех генотипов (табл. 2).

Таблица 2

Генотип	Спинной плавник	Анальный плавник	Брюшные плавники
Чешуйчатый }	III—IV+17—22	III+5 (редко 4)	9 (редко 8)
Разбросанный }	II—IV+5—18	II (редко III)+3—	6—8 (редко 9)
Голый }		—4 (иногда 2)	
Линейный }	II—IV+12—19	II—III+3—5	8—9

Из приведенных формул видно, что редукция плавников у голых и линейных выражается не только в уменьшении количества мягких ветвистых лучей, но затрагивает и костные жесткие лучи. При этом особенно сильно

изменены спинной и анальный плавники, принимающие часто очень своеобразную форму. Изменения наиболее сильны у голых карпов.

Жаберные тычинки. По действию на жаберные тычинки гены A и a^d несколько отличаются друг от друга. Количество жаберных тычинок несколько уменьшено у разбросанных карпов по сравнению с чешуйчатыми. Ген N оказывает очень сильное влияние на этот признак. Количество жаберных тычинок у голых и линейных карпов сильно уменьшено. Приводим результаты подсчетов тычинок на первой жаберной дуге для карпов всех четырех генотипов (табл. 3).

Мы видим, что у линейных карпов редукция выражена слабее, чем у голых. Здесь действие гена N , повидимому, ослаблено наличием гена A .

Из приведенного описания видно, что в круг плейотропного действия генов чешуи входят одни и те же признаки, но степень и направление их изменений различны.

Ген a^d отличается от своего нормального аллеломорфа A , в основном, действием на развитие чешуйчатого покрова и, в меньшей степени, действием на форму тела, строение спинного плавника и количество жаберных тычинок. Проявление действия генов A и a^d на жизнеспособность и скорость роста в сильнейшей степени зависит от условий внешней среды.

Ген N оказывает очень сильное влияние на все перечисленные признаки, понижая жизнеспособность, скорость роста, изменяя форму тела и вызывая редукцию плавников и жаберных тычинок. В комбинации с геном A все эти изменения несколько ослаблены за исключением изменения формы тела, где гены N и A действуют в одинаковом направлении.

Все эти данные позволяют составить представление о хозяйственной ценности карпов всех четырех генотипов. Чешуйчатые и разбросанные карпы имеют несомненные преимущества по скорости роста, жизнеспособности и другим признакам над голыми и линейными. Дальнейшее изучение хозяйственной ценности карпов разных генотипов должно идти в направлении учета их свойств при разных условиях существования—в разных эколого-географических зонах, в условиях искусственной подкормки, при уплотненных посадках в пруды и т. п. Это позволит установить их пригодность к разведению в разных районах СССР и при различных формах ведения прудовых хозяйств.

Сектор генетики и селекции
Всесоюзного научно-исследовательского
института прудового рыбного хозяйства

Поступило
15 IV 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. С. Кирпичников и Е. И. Балкашина, Рыбное хозяйство СССР, № 2 (1934). ² В. С. Кирпичников и Е. И. Балкашина, Зоолог. журнал, XIV, вып. I (1935). ³ В. С. Кирпичников и Е. И. Балкашина, Биолог. журнал, V, вып. 2 (1936). ⁴ В. С. Кирпичников, ДАН, XIV, № 1 (1937). ⁵ В. С. Кирпичников, Биолог. журнал, VI, вып. 3 (1937). ⁶ В. С. Кирпичников, К. А. Головинская и Ф. Н. Михайлов, Рыбное хозяйство СССР, № 10—11 (1937). ⁷ Demoll, Plehn u. Walter, Arb. d. Deutschen Landwirtschaft, N. 358 (1928). ⁸ И. И. Шмальгаузен, сборн. «Рост животных» 1935).