

孟德爾定律和小鼠色素沉澱遺傳

Lucien Cuénot 著

顏碩廷、蔡昌儒、編譯

1865 年孟德爾 (Gregor Mendel) 經由豌豆雜交實驗結果確立了完整的遺傳定律。近期，德佛里斯 (de Vries)、科倫斯 (Correns)、切爾馬克 (E. Tschermak) 以及韋伯 (Webber) 重新發現並證實了這一定律。

假設我們讓兩株具有數種不同性狀的植物進行交配，並觀察其子代性狀的表現。以花色為例，若其中一株植物的花色為 a ，另一株的花色為 b 。若依照孟德爾定律，且子代花色性狀具有絕對的一致性：所有的混種 (hybrid) 子代僅具有 a 花色且不帶有任何 b 花色。那麼我們說 a 花色是主導 (dominant) 性狀， b 花色是退隱 (recessive) 性狀 (我比較偏好用”被支配的 (dominated)” 這個字眼。) [編按一] 若再將這些混種互相交配產生第二代子代，其性狀表現將會與前一代不同而產生兩態性 (dimorphism)，即 75% 的子代有主導者性狀 a ，而 25% 的子代則有被支配的性狀 b 。

為了解釋被支配性狀重現的現象以及混種後代的兩態性，孟德爾與諾丁 (Naudin) 認為：在於受精卵其所產生的體細胞中， a 與 b 兩種相互拮抗的性狀是同時存在且相鄰；但在配子中， a 與 b 則會分離，也因此不再是混種 [註一]。一半的配子僅帶有 a 性狀，而另一半的配子則僅帶有 b 性狀。因此，當我們將混種相互交配時，將會有以下四種組合的配子形成：

$$(a + a) \quad (a + b) \quad (b + a) \quad (b + b)$$

在前三種情況下，植物將具有主導者性狀 a 。而在第四種情況下，將具有被支配的性狀 b 。 $(a + a)$ 與 $(b + b)$ 植物，就像一開始的父母一樣，是純種的狀態。而 $(a + b)$ 與 $(b + a)$ 植物則為混種，與第一次交配所產生的子代一致。這個非常簡單的分離假設已經被上述提及的各個作者所充分驗證。因此毫無疑問地，這個假設是反映事實的。

目前為止，孟德爾定律適用性研究僅侷限於植物界，因此沒有人知道這種遺傳模式是否也存在於動物中。兩年來，我使用一種非常合適的動物進行實驗，證實了孟德爾定律也適用於動物性狀遺傳。

灰色家鼠 (gray house mice; *Mus musculus* L.) 和紅眼白鼠 (red-eyed albino mice) 之間最顯著 (也許是唯一) 的區別，在於灰鼠具有黑色與黃色色素，白鼠則無。現在，如果我們讓一隻灰鼠 (不論公母) 和一隻白鼠 (也不論公母) 交配，我們總是得到灰色的子代。因此，毛色性狀中，色素生成 (pigmentation) 這個性狀，相較於色素缺乏的性狀，是佔有主導地位的 (顯性) [註二]。

如果我們稱色素生成為主導性狀 g ，色素缺乏為被支配性狀 b ，那麼灰鼠與白鼠所產生的子代為 $(g + b)$ 。如果性狀分離再配子中發生，那當我們再讓這些灰色的混血兒互相交配時，由機率的計算告訴我們，第二次交配所產生的子代將包含：

$$n (g + g) + 2n (g + b) + n (b + b)$$

也就是 75% 的灰鼠以及 25% 的白鼠。前者由 25% 的純種灰鼠 $(g + g)$ 以及 50% 的混種灰鼠 $(g + b)$ 組成，然而純種灰鼠和混種灰鼠是無法從外觀分辨的。

實驗的結果與這項預測相當一致。我得到 270 隻幼鼠，這其中包含了 198 隻灰鼠以及 72 隻白鼠，也就是 26.6%。這些白鼠是純種的，不帶有一絲的灰色。事實上，這些白鼠相互交配所產生的子代也皆為白鼠。然而，要證明純種灰鼠和混種灰鼠的存在會比在植物系統中複雜，由於我們不能利用植物自體受精的方式。因此，我以隨機的方式讓這些第二代的灰鼠相互交配。根據機率，大約半數的配對只產生灰鼠 (189)，這證實了雙親中至少有一人只帶有 g 配子。而在其餘半數的配對中，每窩皆有灰鼠和白鼠 (162 灰鼠以及 57 白鼠)。這證實了其雙親皆帶有 g 和 b 配子。再次根據機率學理論，這一輪的交配中，灰鼠數量也是白鼠數量的三倍 (74% 和 26%)。

利用動物育種的方法，也可以驗證色素生成的性狀與色素缺乏的性狀會在配子形成時分離。純種灰鼠與純種白鼠交配所得到的混種灰鼠，具有 $\frac{1}{2}$ 純種白鼠和 $\frac{1}{2}$ 純種灰鼠的血統，或稱半血混種。若將半血混種灰鼠和純種白鼠交配，其子代中的混種灰鼠將會帶有 $\frac{3}{4}$ 的白鼠血統。若再將這 $\frac{3}{4}$ 混種灰鼠與純種白鼠交配，其子代中的混種灰鼠將會帶有 $\frac{7}{8}$ 的白鼠血統，以此類推，交配 n 次，則子代中混種灰鼠的白鼠血統則可以用 $(n-1)/n$ 表示。倘若色素生成的性狀 g 與色素缺乏 b 的性狀在配子形成時分離，則混種灰鼠 $(b + g)$ 與白鼠 $(b + b)$ 交配所得的子代，將會是一半混種灰鼠 $(b + g)$ 與一半白鼠 $(b + b)$ 。在連續五代的實驗中，重複的將混種灰鼠與白鼠交配，其結果與理論預測完全符合。因此不論混血灰鼠帶有多少白鼠血統，與白鼠交配後都會產生一半的灰鼠。

主導性狀和被支配性狀的在配子中分離的理論也可以幫忙解釋動物育種者所碰到的矛盾與疑惑：白毛老鼠的遠祖也是帶有灰色毛髮，但是白鼠卻是純種-白鼠與白鼠交配子代也無法恢復如祖先一樣的灰色毛髮。然而，若我們將兩隻帶有白鼠血統的混種灰鼠 $(b + g)$ 交配，即使這些混種灰鼠具有高比例的白鼠血統，我們依舊可以從其子代中得到純種灰鼠 $(g + g)$ ，而純種灰鼠相互交配之子代也永遠不會出現白毛老鼠。

我確信孟德爾定律可以在動物育種有許多有趣的應用。當我們更了解孟德爾定律時；它的理論重要性就會更大，德佛里斯也認為孟德爾定律支持代表性粒子之遺傳理論，即顆粒遺傳學理論。最後，我們可見到同一物種中，將兩個不同性狀的個體交配所得子代，其性狀的表現是遵守孟德爾定律，即子代性狀與其中一個親代相同，而非混合親代性狀的結果。即使不斷的交配繁衍也不會有性狀混合的現象。因此，這類性狀遺傳在分類上，異於同物種可混合性狀，例如白色和黑人的膚色，和不同物種的不孕混種，如馬和驢的後代。

在我的育種實驗中，我偶然得到了黃毛、黑毛，白斑灰毛和黑毛帶有斑紋的小鼠；我現在正在解開這些毛色變化的遺傳法則，這些法則似乎和孟德爾定律大相徑庭。

註：

一、當兩株植物只有 a 和 b 的不同時，它們就絕對不再是混種。但當兩株植物間有數種沒有相互關聯的性狀時，則這些配子只有在 a 和 b 這組性狀上不再是混種。

二、自從 Colladon (1824) 以來，許多人已經利用灰鼠和白鼠進行雜交實驗，但他們的結果並不一致。Haacke (1897) 是唯一和我一樣發現灰色性狀在遺傳上具有絕對優勢。若要進行這個實驗，必須在野外捕獲的真正的灰色小鼠，而不可以使用具有與白鼠交配過的灰鼠來進行實驗。

原文：

Cuénot L. La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. 1902. *Archives de zoologie expérimentale et générale* 10, xxvii-xxx.

編按：

- 一、本文中對於顯性 (dominant) 與隱性 (recessive) 的翻譯改為主導者性狀與被支配性狀，以更適切地傳達原作之意。
- 二、這是第一份提出孟德爾定律也適用於動物(家鼠)的報告。
- 三、居諾 (Cuénot) 提出了灰鼠與白鼠交配的結果。簡單來說，這些配對評估了色素沉澱的遺傳學。性狀 b 以及 g 為法文中灰色 (grise) 與白色 (blanc) 的縮寫。所以， g (有色素沉澱的) 相當於酪胺酸等位基因 (Tyrosinase allele; C)，而 b (無色素沉澱的) 則相當於等位基因 c 。也就是說， $(g + b) = C / c$ ； $(g + g) = C / C$ ； $(b + b) = c / c$ 。