

ЗАКОН МЕНДЕЛЯ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ ПИГМЕНТАЦИИ У МЫШЕЙ*

Люсьен Кено

В 1865 году Грегор Мендель, в результате опытов по скрещиванию гороха, точно и полностью сформулировал закон наследственности, который недавно был переоткрыт и продемонстрирован Де Фрисом, Корренсом, Э. Чермаком и Уэббером.

Предположим, что мы скрещиваем два растения, которые отличаются друг от друга n признаками, наиболее ярким из которых является например цвет цветков. Назовем цвет одного из растений a , а другого b . Если наследование этого признака следует правилу Менделя, то продукты скрещивания будут абсолютно единообразными: все гибриды будут иметь цвет a , без каких-либо следов оттенка b ; мы тогда назовем признак a доминантным, а признак b - рецессивным (я бы предпочел термин доминируемый). Если скрестить эти гибриды между собой, мы получаем второе поколение, которое отличается от предыдущего диморфизмом индивидов: 75% из них будут иметь доминантный признак a , а 25% - доминируемый признак b .

Чтобы объяснить существование доминантного признака и диморфизм гибридных потомков, Мендель и Ноден, но первый гораздо точнее второго, постулировали, что противоположные признаки a и b , сопоставленные в оплодотворенной яйцеклетке и без сомнения в соматических клетках, которые исходят от нее, расходятся в гаметы, которые, следовательно уже не являются гибридами¹: половина из них обладает только признаком a , а у другая половина - только b . При скрещивании гибридов друг с другом, могут быть сформированы следующие четыре комбинации гамет:

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

В первых трех случаях растение будет иметь доминантный признак a ; в четвертом - рецессивный признак b ; растения $(a + a)$ и $(b + b)$ будут иметь чистые признаки a и b , как и изначальные родители; $(a + b)$ и $(b + a)$ будут идентичны гибридам, полученным в результате первого скрещивания. Эта очень простая гипотеза дизъюнкции была многократно проверена различными авторами, упомянутыми выше, и не остается сомнений в том, что она соответствует действительности.

До настоящего времени исследование по применению закона Менделя касались только растительного мира, и неизвестно, существует ли такой же режим наследования у животных. На протяжении двух лет я экспериментирую с очень благоприятным материалом, что позволяет мне ответить на этот вопрос утвердительно.

Самая выраженная (и пожалуй единственная) разница между домашними серыми мышами (*Mus musculus* L.) и белыми красноглазыми мышами – это наличие черного и желтого пигментов у первых и полное их отсутствие у вторых. Если скрестить серую мышь (♂ или ♀) с белой мышью (♀ или ♂), результат всегда без исключения получается

¹ Они больше не являются гибридами в абсолютном смысле, если эти два растения отличаются только признаками a и b ; если они отличаются по n независимым признакам, то в данном случае, гаметы не являются гибридами только по отношению к признакам a и b .

серым. Таким образом признак *пигментация* является доминантным по отношению к признаку *отсутствие пигментации*².

Если мы назовем g доминантным признаком, а b рецессивным, то продукты скрещивания между серой и белой мышами следуют формуле $(b + g)$. Я скрещиваю этих серых полукровок; если гаметы следуют дизъюнкции, то в соответствии с подсчетом вероятностей, результат этого второго скрещивания должен включать:

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

или 25% белых и 75% серых, последние состоят из 25% чисто серых $(g + g)$ и 50% смешанных серых $(g + b)$, которых невозможно различить внешне.

Опыты полностью согласуются с этим прогнозом: я получил 270 мышей в потомстве, среди которых 198 серые и 72 белые, что составляет 26,6%. Белые мыши чисты по расе, без следов серого; действительно, скрещивание между ними всегда без исключения дает белых. Демонстрация существования чисто серых и смешанных серых немного сложнее, чем на растениях, поскольку мы не можем прибегать к самооплодотворению. Мне пришлось скрестить между собой определенное количество серых мышей второго поколения, *взятое абсолютно наугад*: в соответствии с вероятностью, примерно половина пар дала мне только серое потомство (189), указывая на то, что один или оба родителя были носителями только g гамет. Другая половина пар дала серое и белое потомство в каждом помете, (162 серых и 57 белых), указывая, что оба родителя являлись носителями g и b гамет. Опять, в соответствии с вероятностью, число серых мышей в три раза превышало число белых (74 и 26%).

Дизъюнкцию серого и белого признаков в гаметах можно подтвердить другой серией экспериментов: давайте, по примеру животноводов, назовем серую мышь, полученную в результате скрещивания между чисто серой и белой мышами, полукровкой. Эти полукровные мыши при скрещивании с белыми мышами дадут белое и серое потомство с $3/4$ белой крови; серые мыши с $3/4$ белой крови при скрещивании с белыми дадут белое и серое потомство с $7/8$ белой крови, и т. д. Далее, если признаки следуют дизъюнкции, каждый раз при скрещивании гамет с признаком b (белый) с гаметами b и g (серый), и если генитальная железа последнего содержит одинаковое количество гамет обоих типов, мы должны получить при каждом скрещивании столько же белых $(b + b)$, сколько и серых $(b + g)$ мышей. На этот раз, опять экспериментальные результаты полностью совпадают с теоретическими предсказаниями; в течении пяти последовательных поколений, многократное добавление белой крови, говоря языком животноводов, не уменьшает количество серых мышей в помете.

Дизъюнкция доминантных и рецессивных признаков позволяет предсказать и объяснить факты кажущиеся парадоксальными животноводам: белая мышь, чьи предки на протяжении какого угодно количества поколений были серыми, тем не менее является белой абсолютно чистой расы, которая никогда не проявит серый атавизм. Скрещивая

² Многие авторы, начиная с Колладона (1824) уже скрещивали серых и белых мышей, но не пришли к согласованному результату; Хаке (1897) был единственным, кто, как и я, заметил абсолютное преобладание серого окраса. В подобных исследованиях, нужно быть очень осторожным и убедиться, что работаешь с чистыми серыми мышами, пойманными в дикой природе, а не с лабораторными животными, которые могут иметь белых предков.

двух серых мышей, каждая из которых содержит $(n-1)/n$ белой крови, при этом n может быть как угодно велико, можно получить абсолютно чистых серых мышей ($g + g$), которые никогда не проявят белый признак.

Я убежден, что мы найдем интересные применения закону Менделя в животноводстве, когда мы познаем его глубже. Де Фриз четко осознавал его важное теоретическое значение по отношению к теории наследственности на основе дискретных частиц. Наконец-то мы видим, что две особи одного вида, отличающиеся друг от друга только признаком, подчиняющимся закону Менделя, неспособны смешиваться и давать промежуточный результат, вне зависимости от количества скрещиваний между ними. Они, таким образом, занимают особое место в иерархии форм, наряду со смешиваемыми и промежуточными расами, такими как Белая и Негроидная, и видами скрещиваемыми, но ведущими к бесплодию, такими как лошадь и осел.

В процессе скрещивания я изредка сталкивался с желтыми, черными, серыми разных оттенков и пестрыми черно-белыми мышами. Теперь я пытаюсь разобраться в законах наследования этих признаков, законах, которые по всей видимости существенно отличаются от законов Менделя.

Нанси, 12 марта 1902 г.

* *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.*

Примечания Ричарда Беринджера

Это первая публикация указывающая на то, что законы Менделя применимы к животным (домашней мыши).

Кено представил результаты скрещивания между серыми и белыми мышами. Эти скрещивания демонстрируют наследование пигментации. Символы g и b являются аббревиатурами французских слов *grise* (серый) и *blanc* (белый). g (пигментированный) будет эквивалентен аллелям тирозиназы C или $+$, а b (непигментированный) будет эквивалентен c . Таким образом $(g + b) = C/c$ пигментированный, $(g + g) = C/C$ пигментированный, а $(b + b) = c/c$ белый.

Перевод (на основе Google Translate) Марины Венеро-Галантерник, Марины Галантерник и Ирины Лариной.