

Закон Менделя та успадкування пігментації у мишей*

за авторства Люсь'єна К'юєно

У 1865 році, Грегор Мендель, проводячи експерименти з гібридизації на горосі, чітко і вичерпно сформулював закон успадкування, який був нещодавно перевідкритий і підтверджений де Фрізом, Корренсом, Е. Чермаком та Уеббером.

Розглянемо схрещування двох рослин, що відрізняються одна від одної за n ознаками, найбільш помітною з яких є, наприклад, колір квітки. Позначимо колір однієї рослини a , а іншої b . Якщо ці ознаки дотримуються правила Менделя, то продукти схрещування є повністю однорідними: усі гібриди мають колір a , без жодного сліду відтінку b ; в такому випадку ми вважаємо, що ознака a є домінантною, а ознака b є рецесивною (я надаю перевагу терміну «пригніченою»). Якщо ж ці гібриди схрестити між собою, ми отримуємо друге покоління, що відрізняється від попереднього диморфізмом індивідів: 75% з них мають домінантну ознаку a , а 25% - пригнічену ознаку b .

Щоб пояснити повторну появу пригніченої ознаки та диморфізм нащадків гібридів, Мендель та Нодін, але перший зі значно більшою точністю ніж останній, вважали, що антагоністичні ознаки a та b , які співіснують у заплідненій яйцеклітині, та, без сумніву, у соматичних клітинах, що походять від неї, потім роз'єднуються у гаметах, які, таким чином, вже не є гібридами¹; половина з них мають лише ознаку a , а інша половина – лише ознаку b . Коли ми схрещуємо гібриди між собою, можуть утворитися наступні чотири комбінації гамет:

$$(a + a) (a + b) (b + a) (b + b)$$

У перших трьох випадках рослина матиме домінантну ознаку a ; у четвертому, пригнічену ознаку b ; рослини, що походять з $(a + a)$ та $(b + b)$ мають ознаки a та b у чистому вигляді, як початкові батьки; $(a + b)$ та $(b + a)$ є гібридами, ідентичними тим, що отримані в першому схрещуванні. Ця дуже проста гіпотеза про розщеплення була більш ніж достатньо підтверджена різними авторами, цитованими вище, і безсумнівно відповідає фактичній реальності.

До цих пір, дослідження застосувань закону Менделя стосувалися виключно царства рослин, і невідомо, чи цей спосіб успадкування також зустрічається у тварин. Протягом двох років я експериментую на дуже зручному матеріалі, що дозволяє мені відповісти на це питання ствердно.

Найбільш яскравою (і, можливо, єдиною) ознакою, що відрізняє сірих домашніх мишей (*Mus musculus* L.) та червоно-оких мишей-альбіносів є наявність чорного та жовтого пігменту у перших та його повна відсутність у останніх. Тепер, якщо ми схрестимо сіру мишу (самця чи самку) з білою мишею (самкою чи самцем), ми завжди без винятків отримуємо сірих особин. Таким чином, ця ознака, пігментація, є домінантною у порівнянні з ознакою відсутності пігменту².

Якщо ми позначимо домінуючу ознаку g , а пригнічену ознаку b , то результати схрещування сірих мишей та альбіносів матимуть формулу $(b + g)$. Я схрещую цих гібридів; якщо відбувається розходження в гаметах, розрахунок імовірностей свідчить, що результати цього другого схрещування повинні включати:

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

тобто 25% альбіносів і 75% сірих, з яких 25% чисто сірих ($g + g$) і 50% змішаних сірих ($g + b$), яких неможливо розрізнити за зовнішнім виглядом.

Практичний досвід дуже добре узгоджується з цим прогнозом: я отримав 270 мишенят, серед яких 198 сірих і 72 альбіносів, або 26,6% з них. Альбіноси мають чисту породу, без жодного сліду сірих мишей: дійсно, якщо їх схрестити між собою, вони завжди і без винятків народжують альбіносів. Продемонструвати, що є чистокровні та змішані сірі миші трохи складніше, ніж у рослин, тому що ми не можемо вдатися до самоzapліднення; мені довелося схрестити між собою певну кількість цих сірих мишей другого покоління, обраних цілком випадково: згідно з імовірностями, близько половини пар дали в потомстві лише сірих особин (189), що доводить, що один з батьків або обидва з них мали лише гамети g ; інша половина пар у кожному выводку привела сірих та білих особин (162 сірих та 57 альбіносів), що доводить наявність гамет g і b у обох батьків. Цього разу знову, згідно з імовірностями, кількість сірих особин була втричі більшою, ніж альбіносів (74 та 26%).

Розщеплення ознак у гаметах сірих особин і альбіносів можна перевірити з допомогою ще однієї серії експериментів: наслідуючи приклад тваринників, давайте назвемо напівкровою сіру мишу, що отримана в результаті схрещування дикої сірої особини та альбіноса; ця напівкровка, схрещена з альбіносом, дає в потомстві альбіносів та сірих мишей з $3/4$ білої крові; сіра миша з $3/4$ білої крові, схрещена з альбіносом, дає в потомстві альбіносів та певну кількість сірих особин, що мають $7/8$ білої крові, і так далі. Тепер, якщо відбувається розщеплення ознак, то ми щоразу схрещуємо гамети з ознакою b (від альбіносів) з гаметами b і g (від сірих особин); а якщо статеві залози останніх містять однакову кількість гамет цих двох типів, ми повинні при кожному схрещуванні завжди отримувати стільки ж альбіносів ($b + b$), скільки сірих особин ($b + g$). Цього разу експерименти знову цілком відповідають теоретичному прогнозу; користуючись мовою тваринників можна сказати, що повторне введення білої крові протягом п'яти послідовних поколінь ніяким чином не зменшує кількість сірих мишей у выводках.

Розходження домінуючих та пригнічених ознак дозволяє прогнозувати і розуміти факти, що здаються парадоксальними для селекціонерів: миша-альбінос, предки якої протягом скільки завгодно поколінь були сірими, все ж таки є альбіносом цілком чистої породи, що ніколи не проявить сірого атавізму. Схрещуючи дві сірі миші, кожна з яких містить $n-1/n$ білої крові, при скільки завгодно великому n , можна отримати повністю чистих сірих мишей ($g + g$), що ніколи не повернуться до альбінізму.

Я переконаний, що у тваринництві ми знайдемо цікаві застосування Закону Менделя коли знатимемо його краще; його теоретична важливість є значною, і де Фріз чітко відчував яке підкріплення він надає теоріям спадковості на основі гіпотези репрезентативних частинок. Врешті-решт, ми бачимо, що два різновиди одного й того самого виду, які відрізняються один від одного лише ознакою, підпорядкованою закону Менделя, не здатні змішуватися і утворювати змішану форму, хоча й можуть необмежено схрещуватися і утворювати плодюче потомство. Таким чином, вони займають особливе місце в ієрархії форм, поруч зі змішуваними та проміжними расами, такими як біла та негроїдна, та видами, що є змішуваними, але швидко стають безплідними, такими як кінь та осел.

У моїх схрещуваннях я між іншим також отримав жовтих, чорних, сірих з вкрапленнями білого та строкато-чорних мишей; зараз я прагну розплутати закони, які регулюють успадкування цих варіацій, закони, що здаються дуже відмінними від законів Менделя.

Нансі, 13 березня 1902 р .

***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.**

Примітки автора

¹ Вони більше не є гібридами в абсолютному сенсі, якщо дві рослини відрізняються лише ознаками *a* та *b*; якщо вони відрізняються за *n* не корелюючими ознаками, гамети вже не є гібридами лише щодо ознак *a* та *b* , які зокрема розглядаються тут.

² Багато авторів, починаючи з Колладона (1824), вже зробили схрещування між сірими мишами та мишами-альбіносами, але вони не узгоджуються в результатах; Хаке (1897) - єдиний, хто, як і я, помітив абсолютне переважання сірих особин. Щоб побачити його, потрібно бути обережним і переконатися, що працюєш зі справжніми сірими мишами, які були спіймані в дикій природі, а не з лабораторними тваринами, які можуть мати альбіносів серед своїх предків.

Примітки перекладачів на англійську мову.

Це перше повідомлення про те, що закони Менделя можуть бути також застосовані до тварин (домашніх мишей).

К'юено повідомляє результати схрещувань між сірими та білими мишами. Якщо говорити більш просто, ці схрещування оцінюють успадкування пігментації. Ознаки *g* та *b* є скороченнями французьких слів grise (сірий) та blanc (білий), відповідно. *g* (пігментований) є еквівалентним до аллелей *тирозинази* *C* або +, а *b* (не

пігментований) є еквівалентним до алелі c . Таким чином, $(g + b) = C/c$, пігментований; $(g + g) = C/C$, пігментований; а $(b + b) = c/c$, альбінос.

Переклад з мови оригіналу на англійську Google, Філіпа Соріано та Річарда Берінжера.

Переклад на українську Віктора Фекети.