

УДК 636/.639.03.082.241'242

ГОМО- И ГЕТЕРОЗИГОТНОСТЬ КАК ФАКТОРЫ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТИ

(Генетические предпосылки селекции)

В. Е. АЛЬТШУЛЕР, Е. Я. БОРИСЕНКО, А. Н. ПОЛЯКОВ

...Развитие генетики позволило осмыслить и разрешить ряд важных вопросов разведения сельскохозяйственных животных, но все же ряд животрепещущих проблем в разведении остается недостаточно ясным. Одной из таких... проблем является проблема высшей продуктивности и жизнеспособности и вопрос о биологических причинах, их обуславливающих. Важность этого вопроса ясно сознавалась исследователями и рядом практических работников, так как от правильного его решения зависит правильное построение практических мероприятий в области селекции. Давно уже установлен факт тесной зависимости продуктивности и жизнеспособности не только от условий кормления, содержания и ухода, но и от наследственных задатков животного. ...Со времен Нильсона-Эле и разработки

им теории множественных факторов, объясняющих наследование количественных признаков, стало ясно, что наследование этих признаков можно объяснить из основных законов менделизма. ...С того же времени в науке установился взгляд, что высшее развитие того или иного количественного признака обуславливается гомозиготным состоянием всех тех факторов, которые усиливают развитие данного количественного признака (конечно при соответствующих условиях среды).

...Внедрению этих взглядов в зоотехническую науку в значительной мере способствовали успехи селекционеров-растениеводов в выведении многих ценных сортов растений. Основным приемом в создании этих сортов было выведение чистых линий, из которых выбирались наиболее ценные, удовлетворяющие выставленным требованиям.

Следуя этому, некоторые зоотехники, устанавливая принципы племенной работы, в своих пред-

Статья была опубликована в 1935 г. Авторские орфография и пунктуация сохраняются.

посылках исходят из необходимости создания путем тесного родственного разведения гомозиготных линий и отбора из них лучших. Особенно отчетливо это выражено у Врида (1933)...

Эти взгляды вытекают непосредственно из теоретических представлений о том, что высшая продуктивность обуславливается гомозиготным состоянием генов усилителей (стр. 125).

Указанные взгляды являются господствующими в современной генетике и зоотехнии. Вместе с тем анализ большого числа фактов, имеющихся в современной науке, заставляет отнести критически к установившимся взглядам на генетическую сущность высшей жизнеспособности и продуктивности.

К фактам этого рода надлежит отнести данные по экспериментам с инбридингом, явление гетерозиса и некоторые другие экспериментальные данные и теоретические соображения.

Известно, что при скрещивании различных рас у их гибридов часто обнаруживается усиление развития многих признаков (гетерозис).

Так как у гибридов увеличивается гетерозиготное строение, то невольно возникает мысль о том, что гетерозиготное строение способствует высшей продуктивности. Такие взгляды мы находим у Шелла, отчасти у Кисловского и др. Но такое объяснение гетерозиса приходит в конфликт с теорией множественных факторов в ее обычном толковании. Согласно теории множественных факторов распределение вариант в вариационном ряду при генотипической изменчивости может быть понято лишь при том условии, если гетерозиготы обуславливают среднюю продуктивность (при постоянном числе генов в популяции).

В связи с этим в современном представлении о вариационном ряде необходимо внести соответствующее дополнение. На этом мы остановимся дальше.

Известно также, что тесный инбридинг ведет к повышению гомозиготности. Естественно возникает вопрос: каково действие инбридинга? Являются ли животные, полученные в результате длительного инбридинга, менее жизнеспособными и продуктивными, чем животные неинбридированные?

Мы имеем ряд исследований, проливающих свет на действие инбридинга, как у животных, так и у растений.

Однако ряду этих опытов даются не совсем верные трактовки, почему мы и считаем необходимым на них остановиться.

Целым рядом опытов (Крампе, Ритцема-Босс, Райт, Ист, Джонс, Шелл и др.) и их анализом было с несомненностью показано, что вредное действие инбридинга не связано с единокровностью, а в основном зависит от перекombинации наследственных задатков, имеющихся у инбридируемых организмов. Это было значительным шагом вперед по сравнению со старыми зоотехническими представлениями. Но вместе с тем большинство указанных авторов приходило к выводам, что результаты инбридинга зависят только от качества наследственных задатков, имевшихся у исходных линий («хороших» и «плохих» генов). Если в результате перекombинации выделяются в гомозиготном состоянии гены, понижающие жизнеспособность, то такая линия вымирает или оказывается мало жизнеспособной и, наоборот, при выщеплении в гомо-

зиготном состоянии генов «высокой жизнеспособности» и продуктивности инбредная линия должна отличаться наивысшей жизнеспособностью и продуктивностью.

Таким образом по мнению этих авторов инбридинг сам по себе является нейтральным.

Принимая указанную выше формулировку, что результаты инбридинга в основном зависят от перекombинации менделистических факторов, мы далее покажем, что толкование этой общей формулировки, даваемое Райтом, Истом, Джонсом и другими, вызывает серьезные возражения.

Имеются многочисленные факты и теоретические соображения, заставляющие думать, что значительное повышение гомозиготности неизбежно ведет к большему или меньшему снижению жизнеспособности (а в ряде случаев и продуктивности).

Обратимся к фактам.

Опыты Крампе и Ритцема-Босс с крысами несомненно показали, что инбридинг в целом вел к понижению жизнеспособности.

Особое внимание для обоснования нейтральности инбридинга уделяется опытам Райта и Е. Кинг с животными, опытам Шелла, Иста с растениями (маис).

Согласно Райту действие инбридинга «вело к общему ослаблению всех элементов жизнеспособности, выводы являлись меньшими и получали менее правильно, процент смертности как в матке, так и между рождением и прекращением грудного кормления увеличился. Вес, рост, размеры и число пометов уменьшились». Вместе с тем некоторые исключительные линии в отношении определенных специфических воздействий не теряли стойкости и оказались в этом смысле достаточно жизнеспособными. Но если эти линии были

сравнительно стойкими в отношении одного какого-нибудь воздействия среды (например стойкость против заболевания туберкулезом), что вполне может быть обусловлено выщеплением некоторых специфических наследственных задатков в гомозиготном состоянии, то все же все инбредные линии в целом отличались пониженной жизнеспособностью, плодovitостью и пр. по сравнению с неинбредными.

Подобное же явление наблюдалось и в опытах Шелла, Иста и Джонса с маисом, где в результате инбридинга имело место резкое снижение жизнеспособности и продуктивности.

Опыты Шелла по действию инбридинга у маиса, продолжавшиеся с 1905 по 1911 г., также показали универсальность того, что жизнеспособность резко уменьшается при инбридинге. Обширное количество фактов, им наблюдаемых, позволило ему прити к заключению, что вредное действие инбридинга обуславливается «разъединением наследственных задатков посредством самооплодотворения благодаря действию основного менделеевского закона расщепления». Благоприятные результаты скрещиваний он объяснил гетерозиготным строением, оказывающимся таким образом более благоприятным для развития жизнеспособности и продуктивности по сравнению с гомозиготным.

Из других не менее известных опытов по влиянию инбридинга у растений можно указать на работы Иста и Джонса с кукурузой же, проведенные на Коннектикутской сельскохозяйственной опытной станции. Свыше 30 различных разновидностей маиса с несколькими линиями в каждой было инбридировано путем самоопыления в течение 12 последовательных поколений. Во всех случаях без исклю-

чения имело место уменьшение величины растений и урожая зерна. Даже самые мощные из инбредных линий не достигали свыше 60 % величины исходных.

Что же касается средней величины инбредных линий в целом, то было установлено, что от начала опыта до 9-го поколения имело место «поразительное снижение продуктивности, так что в 9-м поколении линии по продуктивности составляли приблизительно 1/3 по сравнению с исходными формами до начала опыта».

Ист и Джонс, суммируя результаты опытов, отмечают: «По мере того как разновидности становятся более константными в их признаках, уменьшение в росте становится малозаметным».

Некоторые инбредные линии, происшедшие из одной и той же разновидности, становились более или менее резко различными по своим морфологическим особенностям или стойкими например против определенного грибного заболевания. Но вместе с тем как в этой последней линии, так и в других инбридинг привел «к поразительному уменьшению величины растения, снижению жизнеспособности и продуктивности» (Ист и Джонс).

То обстоятельство, что все без исключения линии обладали резко пониженной жизнеспособностью и были значительно меньшими по величине, является по нашему мнению особо важным. «Все линии у маиса настолько сильно уменьшаются инбридингом, что ни одна из них не может быть сравнена по продуктивности с нормально перекрестноопыляющимися растениями» (Ист и Джонс, 1919, стр. 168).

Одним из наиболее веских доказательств нейтрального действия инбридинга обычно приводят опыты Е. Кинг с крысами, в которых на протяжении 25 поколений спари-

вания «брат и сестра» не получалось снижения жизнеспособности и плодовитости, но наблюдалось, наоборот, повышение плодовитости и живого веса.

Таким образом если сопоставить эти результаты опытов Кинг с только что изложенными, то приходится отметить, что опыты Кинг занимают особое место в ряду экспериментов по инбридингу. Чем же можно объяснить повышение плодовитости и веса в результате инбридинга в опытах Кинг, в то время как во всех остальных опытах с применением инбридинга мы имеем как определенную закономерность снижение жизнеспособности при инбридинге. Причина различных результатов по нашему мнению кроется не в различии наследственного материала, а в различии методики опытов. Известно, что начиная с 7-го поколения Е. Кинг производился очень строгий отбор в отношении общей жизнеспособности как основы этого отбора.

Приблизительно лишь около 20 самок отбиралось из 1000 молодых крысят. До 6-го же поколения практически все самки употреблялись для разведения. Но в то же самое время в течение этих первых 6 поколений в этих опытах имело место (как и во всех остальных опытах по инбридингу) снижение жизнеспособности, плодовитости, веса и т. д.

Но известные расчеты Райта показывают, что в результате последовательного инбридинга «брат и сестра» в течение 6 поколений популяция еще далека от полной гомозиготности.

Мы склонны согласиться с Е. Кинг, что отрицательные результаты инбридинга в первых 6 поколениях обуславливались отчасти недостатками питания, хотя бесспорно, что в свете других экспериментов по инбридингу в известной мере

вполне допустимо объяснить эти результаты повышением гомозиготности.

Что же касается достигнутого в дальнейшем некоторого повышения жизнеспособности, то оно может быть объяснено отбором наиболее жизнеспособных особей. Но где доказательство того, что эти наиболее жизнеспособные особи были гомозиготными? Стоит только допустить, что отбираемые Еленой Кинг наиболее жизнеспособные особи были гетерозиготными, а таких особей должно было остаться среди ее подопытных животных даже по расчетам Райта еще немало, как результаты ее опытов предстанут в совершенно ином свете.

В опытах Е. Кинг, начиная с 7-го поколения, можно предположить наличие двух разно направленных процессов. С одной стороны, увеличение гомозиготности как результат инбридинга, а с другой — сохранение гетерозигот и элиминации гомозигот вследствие сурового отбора наиболее жизнеспособных (гетерозиготных по некоторым генам) особей.

Таким образом есть основание предполагать, что опыты Кинг не привели к созданию гомозиготных линий, а отсюда и не произошло снижения жизнеспособности.

Ист и Джонс приходят к выводу, что «уменьшение жизнеспособности, величины и продуктивности у инбредных линий находится в корреляционной связи с уменьшением процента гетерозиготности» (стр. 138). При скрещивании отдельных инбредных линий авторы наблюдали у продуктов скрещивания явления гетерозиса, исчезающего в последующих поколениях, когда эти гибриды снова были подвержены инбридингу.

«Отсюда было очевидным», пишут авторы, «что, когда зародышевая гетерогенность достигает максимума, обнаруживается наибольшая жизнеспособность. Когда эта гетерогенность уменьшается инбридингом, жизнеспособность падает. Отсюда ясно установлен основной факт, что гибридная жизнеспособность изменяется прямо в связи с гетерозиготностью». Эта гипотеза объяснения результатов инбридинга и явления гетерозиса по мнению Иста и Джонса «способна интерпретировать все факты сегодняшнего дня» (стр. 169).

Эта наиболее простая и естественная гипотеза, удовлетворительную объясняющая все факты инбридинга и аутбридинга в связи с явлением менделистической наследственности, была Истом и Джонсом отброшена только на основании того, что «она закрывает дверь надежде получения чистых линий, имеющих такую же жизнеспособность, как и в первое поколение гибридов».

Отвергать наиболее простую и естественную гипотезу, хорошо объясняющую все факты, из чисто прагматических соображений, не имея достаточных фактических оснований к тому, является методологически неправильным.

Взамен отвергнутой авторами была выдвинута гипотеза доминантов, согласно которой определенное число доминантных генов, обуславливающих высокую продуктивность и жизнеспособность, является сцепленным с рецессивными факторами, понижающими развитие этих свойств. Благодаря этому благоприятные доминантные факторы в наибольшем количестве могут сгруппироваться только в первом поколении при скрещивании разных рас.

Если допустить наличие трех доминантных факторов А, В и С, обу-

словаживающих высокую жизнеспособность и распределенных в гомологичных хромосомах, но находящихся в разных линиях, то очевидно, что они имеют большую возможность сгруппироваться в одной особи только в гетерозиготном состоянии. В силу наличия сцепления (так как они расположены в одной паре хромосом) получение гомозиготной особи по всем доминантам (даже при трех генах) является мало вероятным.

Но в одной хромосоме находится весьма большое число генов. Среди них часть полезных, а часть — вредных. Получение гомозиготной комбинации по одним полезным ничтожно мало вероятно. Поэтому даже стоя на позициях гипотезы доминантов, сцепленных с рецессивами, необходимо признать, что в громадном большинстве случаев инбридинг, связанный с повышением гомозиготности, должен вести к вредным последствиям и практически не может быть признан нейтральным.

Следовательно одновременное признание гипотезы сцепленных доминантов Джонса и Иста и нейтральности инбридинга, которое имеется в большинстве генетических сводок и учебников, строго говоря, несовместимо.

Расположение в одной хромосоме генов, оказывающих более благоприятное действие, и генов, менее благоприятных с точки зрения хромосомной теории, является фактом бесспорным. Но то резкое деление генов, которое проводят Ист и Джонс на доминантные полезные и рецессивные вредные в том смысле, как это делается ими, неправильно.

Разберем аргументы, которые выдвигают авторы в защиту своих взглядов.

Авторы стремятся аргументировать правоту своих взглядов тем соображением, будто бы как прави-

ло гетерозиготное состояние Аа дает худшие результаты, чем гомозиготы АА. Этот взгляд,— говорят они,— «имеет большое теоретическое и практическое значение, так как позволяет ожидать получения гомозигот, которые дадут более повышенную жизнеспособность, чем гетерозиготные комбинации факторов». Но откуда следует, что все доминанты в гомозиготном состоянии должны оказывать не только не худшее, но лучшее действие, чем в гетерозиготном состоянии?

Вся концепция авторов исходит из неверного представления о гене, утверждающего, что «хороший» доминантный ген, являющийся благоприятным в одинарной дозе (гетерозиготное состояние), окажется благоприятным и в двойной (гомозиготное состояние).

Как известно, имеется однако большое количество фактов, которые показывают, что многие доминантные гены, оказывающие нейтральное или иногда положительное действие в гетерозиготном состоянии, являются часто вредными и даже летальными в гомозиготном состоянии, т. е. обладают двойственным эффектом своего действия. В качестве примеров таких генов можно указать хотя бы на ген желтой окраски у мышей, ген ширази у каракулей, который по последним данным также является доминантным геном с рецессивным летальным действием, большинство доминантных генов у дрозофилы и т. д.

Д. А. Кисловским была выдвинута (1927) гипотеза облигатной гетерозиготности для объяснения результатов инбридинга и аутбридинга, согласно которой некоторые гены оказывают в гетерозиготном состоянии более благоприятное действие на организм, чем гомозиготные.

К числу генов с еще более выраженным облигатно-гетерозиготным характером, чем вышеупомянутые,

относится ген *Curly* у *Drosophila melanogaster*, который повышает в гетерозиготном состоянии жизнеспособность даже по сравнению с нормальными аллелями, а в гомозиготном состоянии этот же ген является летальным. Такими же генами, имеющими двойственный эффект своего действия — повышающим жизнеспособность в гетерозиготном состоянии и летальным в гомозиготном, — являются гены, изученные у *Arrotetix eugucephalus* и описанные недавно Робертом Нейбурсом и Лорель Кингслей (*Genetics*, июнь 1934). На результатах этой весьма интересной работы мы остановимся несколько подробнее ниже.

Здесь же отметим, что аргумент Иста и Джонса об одинаковом характере действия доминантных генов как в гетерозиготном, так и в гомозиготном состоянии является по отношению ко многим генам неправильным.

Авторы для обоснования гипотезы доминантов указывают на тот факт, что нормальные «дикие» гены у дрозофилы оказываются в громадном большинстве случаев доминантными и более полезными для вида, чем их рецессивные аллеломорфы. Действительно большинство рецессивных генов является вредным в гомозиготном состоянии. Но это различие доминантных и рецессивных генов останется совершенно непонятным и не отражающим существа дела, если не обратиться к процессу возникновения доминантности вообще и различия в смысле жизнеспособности — в частности.

На этом вопросе мы остановимся особо, говоря о причинах возникновения облигатно-гетерозиготных генов.

Можно допустить существование нескольких причин, в силу которых могут возникать облигатно-гетерозиготные гены.

1. В силу разнонаправленности мутационного процесса.

2. Благодаря отбору генов в гетерозиготном состоянии.

3. В силу процесса дифференциации действия гена благодаря подбору соответствующих модификаторов.

В силу разнонаправленности мутационного процесса должны возникать гены самого различного характера. Некоторые из возникающих генов оказываются более благоприятными в гомозиготном состоянии, а другие, наоборот, — в гетерозиготном.

Таким образом уже в силу этого факта разнонаправленности появляющихся мутаций, факта, твердо установленного современной генетикой, должны в значительном количестве появляться гены, действующие более благоприятно в гетерозиготном состоянии, чем в гомозиготном (так же конечно, как и им противоположные).

С другой стороны, так как каждый ген возникает первоначально в гетерозиготном состоянии и в этом состоянии подвергается действию отбора прежде всего, то гены, благоприятно действующие в гетерозиготном состоянии, подхватываются естественным отбором. В силу этого значение таких генов в общем генофонде вида соответственно повышается.

Наконец третья причина возникновения облигатногетерозиготных генов может быть представлена как результат процесса дифференциации действия гена в силу подбора соответствующих модификаторов в процессе эволюции вида.

Интересная концепция Фишера об эволюции доминантности сдела-

ла в значительной мере вероятным тот факт, что доминантность нормальных аллеломорфов возникла лишь в процессе естественного отбора соответствующих модификаторов. Этот отбор был связан с необходимостью аннулировать то вредное действие гена, которое в громадном большинстве случаев оказывал на организм вновь возникший ген. Этот перевод гена в рецессивное состояние осуществлялся подбором соответствующей генотипической среды путем постепенного накопления сравнительно незначительных наследственных изменений, способствовавших такому переводу гена в рецессивное состояние. Мы считаем эту концепцию Фишера в высшей степени важной для понимания явлений гетерозиса и снижения жизнеспособности при инбридинге.

Надо при этом учесть общепринятый взгляд, что большинство генов действует не на один «единичный» признак организма, а имеет плейотропное действие.

Допустим, что возник новый плейотропно действующий ген. Он может оказывать на организм одновременно разное действие как полезное, так и вредное или нейтральное. В этом случае мельчайшие модификаторы, накапливающиеся у вида, должны бы переводить в рецессивное состояние только ту часть действия гена, которая является вредной, а часть полезная (действие в отношении жизнеспособности, плодovitости, часто веса и пр.) останется действующей в гетерозиготном состоянии.

Ту часть действия гена, которая является полезной, можно назвать «полем полезного действия», а противоположную — «полем вредного действия».

Естественно, что отбор, перевода в рецессивное состояние поле вредного действия, не должен в том же

смысле затрагивать поле полезного действия. Наоборот, для вида становится более выгодным закрепить эту часть действия гена, проявляющуюся в гетерозиготном состоянии.

В результате этого процесса действия естественного отбора и процесса накопления у данного вида животных соответствующих модификаторов происходила естественная дифференциация вновь возникшего гена на часть, полезную для вида, обнаруживающуюся в гетерозиготном состоянии, и на часть вредную, которая в процессе эволюции переводилась в рецессивное состояние.

Таким образом при переводе благоприятных доминантных генов в гомозиготное состояние совершенно неразрывно происходит выявление вредной части гена, переведенной эффектом Фишера в рецессивное состояние. Следовательно задача получения гомозиготных по всем доминантам животных, обнаруживающих наивысшую жизнеспособность, является с нашей точки зрения неосуществимой.

К тому же, как отмечалось выше, благоприятное действие доминантной части, обнаруживающейся в гетерозиготной структуре, отнюдь не должно оставаться таковым в гомозиготной.

В самое последнее время Меллером внесены некоторые изменения в схему эволюции доминантности Фишера. Так как и по Меллеру отбор модификаторов идет тоже в гетерозиготном состоянии, то те изменения, которые были внесены Меллером, вполне совместимы с нашими представлениями о дифференциации действия гена.

...Те гены, которые имеют двойственный эффект своего действия в силу процесса дифференциации в процессе эволюции вида, должны

быть отнесены к облигатно-гетерозиготным генам.

Аутосомный летальный фактор у *Arrotetix euguscephalus* был обнаружен и локализован между определенными доминантными генами окраски.

Особь, гетерозиготная по летальному гену, выживала лучше, чем их гомозиготы по их нормальным аллелям. Действие двойной дозы летального гена причиняло смерть на эмбриональной стадии развития, в то время как единичная доза стимулировала большую жизнеспособность.

В этой же работе авторами приводятся весьма интересные данные о жизнеспособности особей, гетерозиготных по трем доминантным генам T, G и K, обуславливающим также различные виды окраски по сравнению с гомозиготными аллелями. Из этих данных можно видеть, что все гетерозиготные структуры по приведенным генам оказы-

ваются также более жизнеспособными, чем гомозиготные, по «диким» аллелям структуры (таблица).

Таким образом большая или меньшая жизнеспособность всех четырех исследованных генов (причем у некоторых с значительной достоверностью) оказалась больше в гетерозиготном состоянии, чем их гомозиготных аллелей.

Авторы отмечают весьма любопытный факт с точки зрения значения этих данных для эволюционных построений. Изученная ими леталь, повышающая жизнеспособность в гетерозиготном состоянии, по-видимому, находилась уже у тех животных, которые ими были пойманы в природе.

Нейбурсом и Кингслей было высказано предположение, что подобные летальные факторы могут быть очень многочисленными. Некоторые из них обуславливают смертельный эффект до или после рождения особей в том случае, если они находятся в гомозиготном состоянии. Но вместе с тем они обуславливают повышенную величину, жизнеспособность и общую жизнестойкость (size, viability and vigor), когда они находятся в гетерозиготном состоянии. Вероятно они также присутствуют у домашних животных и человека.

В свете теоретических представлений, развиваемых в настоящей работе о процессе дифференциации действия гена, повышенная гетерозиготность по сравнению даже с дикими аллелями вполне понятна.

Отметим попутно, что с этой точки зрения может быть предположительно понято также то обстоятельство, почему рецессивная леталь, не имеющая почти никакого видимого проявления, сильнее повышает жизнеспособность в гетерозиготном состоянии, чем доминантные гены с рецессивным летальным дей-

Сравнительная жизнеспособность гетерозиготных летелей братьев и сестер, гомозиготных, но не летальных (из работы Robert Nabours and L. Kingsley; Genetics, июль, 1934)

Типы скрещивания	Число гетерозигот	Число гомозигот	Отклонение от ожидаемого отношения	$\frac{D}{P E}$
$\frac{le}{+} \times \frac{le}{+}$	6560	3097	122,0	3,91
$\frac{le}{+} \times \frac{+}{+}$	3969	3638	165,5	5,63
$\frac{T}{+} \times \frac{+}{+}$	6001	5985	8,0	0,22
$\frac{K}{+} \times \frac{+}{+}$	4914	4781	66,5	2,003
$\frac{g}{+} \times \frac{+}{+}$	4382	4329	26,5	0,84

ствием. Это можно было бы объяснить тем, что процесс дифференциации действия гена в первом случае зашел дальше, чем в случае доминантных генов.

Для нашей проблемы весьма важно учесть такого рода летальные и полуметалетальные гены, так как наличие их не позволяет развить животным высокой жизнеспособности (и некоторых видов продуктивности) при полной или близкой к ней гомозиготности генотипа.

Ссылка на возможность полной гомозиготности у самоопылителей в данном случае с нашей точки зрения не может быть существенным возражением.

Во-первых, как это отмечено многими исследователями, растения типа самоопылителей оказываются более слабыми в смысле жизнеспособности, чем растения типа перекрестно-опылителей (Дарвин и др.).

С другой стороны, самоопылители принципиально отличаются от перекрестно-опылителей и свободно скрещивающихся популяций животных тем, что они прошли длительный процесс естественного отбора и в гомозиготном состоянии. В силу этого все неблагоприятные в этом состоянии гены (облигатно-гетерозиготные) были элиминированы отбором. У перекрестно-опылителей и в популяциях животных облигатно-гетерозиготные гены имеют возможность к длительному существованию. Отбор должен, наоборот, способствовать поддержанию их в популяции.

Но по-видимому на этом эволюция эффекта действия гена не заканчивается. В дальнейшем происходит выщепление гена в гомозиготном состоянии. Если поле вредного действия оказывается значительным (сильно понижающим жизнеспособность), то такая особь будет отбором уничтожена. В случае же не-

значительного снижения жизнеспособности у гомозиготной по данному гену особи такая особь может существовать и участвовать в дальнейшей эволюции вида. Начинается подбор модификаторов уже по отношению к гомозиготе, в результате чего подавляется в смысле своего проявления вредная часть действия данного гена, находящегося в гомозиготном состоянии.

В качестве примера можно сослаться на подбор модификаторов по отношению к гену *eyeless* у *Drosophila melanogaster*.

Если чистую культуру этого гена разводить «в себе» длительное время, то безглазость мух постепенно исчезает и в конце концов мухи из этой культуры становятся неотличимыми от нормальных. Но, как показали специальные исследования школы Моргана, здесь имел место только подбор модификаторов, а не изменение самого гена, так как последующее скрещивание с постоянной линией позволяло вновь обнаружить полное действие гена *eyeless*.

Вполне можно допустить, что аналогичный процесс имел место в природе.

Таким образом в эволюции эффекта действия гена можно отметить два этапа: 1) эволюция эффекта действия гена в гетерозиготе; 2) эволюция эффекта действия гена в гомозиготе.

Те гены, которые прошли эволюцию только в гетерозиготе, являются облигатными гетерозиготами, т. е. дают наивысший эффект в гетерозиготном состоянии.

Гены же, прошедшие этап эволюции и в гомозиготном состоянии, являются более благоприятными и в этом состоянии.

Приведенные выше примеры доминантных генов с рецессивным летальным действием (ген желтой окраски у мышей)... по-видимому не

проходили подобной дифференциации. В таком случае они являются только грубой моделью, позволяющей лишь более конкретно представить двойственное действие гена. Возможно, что летали Нейбурса и Кингслей, описанные выше, ближе по своему характеру к такого рода облигатно-гетерозиготным генам.

Нелишним будет подчеркнуть, что наряду с генами, плейотропно действующими, должны были возникать в процессе эволюции вида гены, действующие в основном только на единичные признаки и действующие в одном направлении как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии.

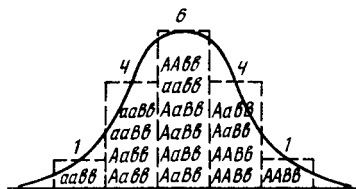
Если вновь возникший аллеломорф влиял на жизнеспособность понижающим образом, он переводился в рецессивное состояние. Но так как такой ген действует только на единичный признак, мало действуя на остальные свойства организма, то после перевода в рецессивное состояние дифференциации действия гена, о которой указывалось выше, в этом случае не могло происходить.

Таким образом с точки зрения наших представлений многие гены имеют двойственную природу своего действия. Практически никаким отбором нельзя отделить эти две неразрывные стороны действия одного и того же гена и следовательно нельзя получить константных (гомозиготных) форм, отличающихся столь же высокой продуктивностью и жизнеспособностью, как и формы, гетерозиготные по ряду генов. В качестве примера того, что даже в результате очень длительного отбора часто не удается создать константные по высшей продуктивности формы, можно указать хотя бы на следующий факт, приводимый проф. С. И. Жегаловым: «Классическим примером значения непрерывного

отбора является сахарная свекловица, которая подвергается отбору на сахаристость с конца XVIII века и у которой прекращение отбора считается опасным ввиду неизбежного падения содержания сахара». Приводя этот факт, проф. С. И. Жегалов говорит, что «объяснение этого можно искать или в том, что высокая сахаристость связана с гетерозиготностью некоторых наследственных факторов, или в том, что она обусловлена весьма большим числом последних, и идеальная комбинация их является чересчур редким явлением» (С. И. Жегалов. Введение в селекцию с.-х. растений, 1930, стр. 413). При объяснении подобного рода факторов безусловно необходимо учесть известное значение явлений сцепления. Но то обстоятельство, что отбор, ведущийся с XVIII в., не привел к константности, делает вероятным и первое объяснение, данное Жегаловым, тем более что в результате одной из своих последних работ С. Райт (1933) приходит к заключению, «что имеются практические возможности для всех случайных комбинаций генов, фиксируемых в различных инбредных подгруппах популяции; разве только эти подгруппы являются очень маленькими или сцепление очень сильным. Имеются, — говорит он, — только исключительные случаи, когда действие корреляции между признаками в естественной популяции можно приписать сцеплению». ...

Если наши доказательства о связи гетерозиготности с высшей жизнеспособностью и продуктивностью являются убедительными и будут подтверждены экспериментами, то как связать эти представления с теорией множественных фактов и общераспространенной трактовкой вариационного ряда?

Обычно вариационный ряд представляют в следующем виде. При дигибридном скрещивании типа $AA BB \times aa bb$ во втором поколении происходит расщепление в отношении 1:4:6:4:1. Среди полученного потомства 6 особей, а именно 4 $Aa Bb$, 1 $AA Bb$ и 1 $aa BB$, трактуются как животные со средней продуктивностью, крайние гомозиготы по обоим доминантным или рецессивным генам являются соответственно особями высшей или низшей жизнеспособности и продуктивности, остальные являются промежуточными по своему характеру (рис. 1).



Это толкование вариационного ряда, являющееся правильным и вполне приложимым к случаям, когда структуры AA или aa дают более высокое выражение признака, чем Aa , неприложимо к признакам, обуславливающимся облигатно-гетерозиготными генами (т. е. когда структуры Aa дают более высокое выражение признака, чем AA или aa), в связи с чем общепринятое толкование вариационного ряда должно быть соответственно дополнено.

Исходя из допущения, что особи с высшей продуктивностью и жизнеспособностью являются гетерозиготами по некоторым факторам, обуславливающим эти свойства, с увеличением же гомозиготности как по доминантам, так и рецессивам в отношении этих генов наступает понижение жизнеспособности и про-

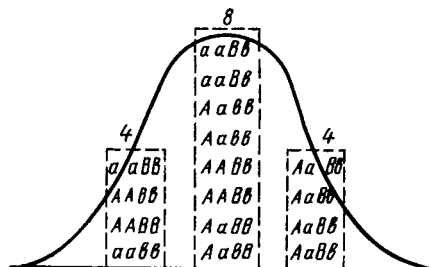


Рис. 2. Распределение генотипов в вариационном ряду при облигатно-гетерозиготных генах.

дуктивности, посмотрим, как расположатся в этом случае варианты генотипов во втором поколении такого же дигибридного скрещивания (рис. 2).

При таких допущениях в группу особей с наименьшим выражением того или иного количественного признака попадут особи максимально гомозиготные как по доминантам, так и по рецессивам. В следующую группу попадают особи, гетерозиготные по одному гену и гомозиготные по другому. В третью группу попадут гетерозиготные по двум генам. Количество генотипов в первой группе с наиболее низким проявлением признака равно 4, во второй группе со средним проявлением равно 8 и в третьей группе особей с наивысшей продуктивностью равно 4. Таким образом уже при дигибридном скрещивании мы получаем упрощенную схему вариационного ряда (1:2:1).

Исходя из вышеуказанного представления, нами был рассчитан вариационный ряд и построена вариационная кривая для тетрагибридного скрещивания. При таких допущениях в группу особей с наименьшим выражением признака попадут особи, гомозиготные по всем четырем парам генов как доминантным, так и рецессивным (рис. 3, кри-

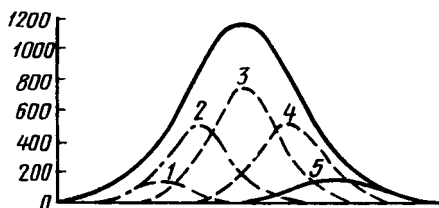


Рис. 3. Вариационные кривые для различных генотипов и всей популяции, образующейся при скрещивании тетрагибридов (при облигатной гетерозиготности). Норма — 25 560. Обозначения в тексте.

вая 1). В следующую группу попадут особи, гетерозиготные по одному гену и гомозиготные по остальным (рис. 3, кривая 2). В третью группу попадут гетерозиготные по двум генам и гомозиготные по другим двум (рис. 3, кривая 3). В четвертую группу попадут особи, гетерозиготные по двум генам и гомозиготные по одному (рис. 3, кривая 4). Наконец в пятую группу с наиболее высоким проявлением того или иного количественного признака попадут особи, гетерозиготные по всем четырем генам (рис. 3, кривая 5). Если подсчитать количество генотипов каждой группы, то оказывается, что они располагаются в отношении: 1:4:6:4:1, т. е. дают идеальный вариационный ряд. Поскольку каждая группа генотипов в силу фенотипических влияний дает свой вариационный ряд, получается естественная трансгрессия вариационных рядов. При суммировании получаем общий вариационный ряд, как это представлено на нашей схеме.

Теоретический расчет вариационных кривых каждой группы производился обычным образом, исходя из нормального распределения вариант в идеальном биномиальном ряду. Общее количество вариант в суммарной кривой было принято в 25 600 особей.

При построении вариационных

кривых мы исходили из одинаковой фенотипической изменчивости каждой группы генотипов и равной величины трансгрессии рядов. Совершенно естественно, что в действительности это может и не иметь места. Но эти же допущения делаются и при обычном толковании вариационного ряда.

Таким образом идеальный вариационный ряд может быть представлен в совершенно ином освещении, чем это обычно принято, а именно, допуская, что высшая жизнеспособность и продуктивность обусловлены не гомозиготным строением по множественным факторам, а, наоборот, гетерозиготным.

Выводя дополнение к обычному толкованию вариационного ряда, находящееся в полной увязке с экспериментальными данными как по инбридингу, так и по гетерозису, мы не отрицаем применимости прежней трактовки вариационного ряда. Наоборот, многие признаки в своем наивысшем проявлении являются результатом благоприятного сочетания гомо- и гетерозиготности. Следовательно и вариационный ряд по таким признакам получается в силу распределения генотипов по обеим приведенным выше схемам, хотя удельный вес второй схемы по отношению к признакам, дающим гетерозис (и зависящий вероятно в значительной мере от облигатно-гетерозиготных генов), является повидимому большим.

По отношению же к признакам, обнаруживающим при скрещивании промежуточное наследование, в основном вариационный ряд складывается по общепринятой схеме.

Мы не отрицаем благоприятного действия генов в гомозиготном состоянии. Однако высокая жизнеспособность является по нашим представлениям следствием гомозиготности, соединенной неразрывно с высокой степенью гетерозигот-

ности по целому ряду генов. Точно так же и многие виды продуктивности, связанные с жизнеспособностью, повидимому также могут давать наивысший эффект лишь при значительной гетерозиготности.

Задачей племенной работы является, как известно, создание таких групп сельскохозяйственных животных, которые обладают высокой продуктивностью, являясь в то же время достаточно приспособленными к тем естественным и хозяйственно-экономическим условиям, в которых они разводятся, обладая в то же время способностью передавать эти свойства по наследству.

Исходя из всего изложенного, следует признать, что существующий у многих авторов взгляд, что задачей племенного дела является создание животных, гомозиготных по максимально большому числу генов, неправилен.

Неверно думать, что «все искусство будет заключаться в выделении гомозигот, а раз они найдены, — дело уже сделано».

Так, известный зоотехник-генетик Врифт советует при селекционной работе в животноводстве начинать с родственного разведения, а затем производить отбор линий, полученных путем применения тесного родственного разведения. «Из таких линий, полученных путем инбридинга, производятся затем отбор тех, которые обладают всеми желательными признаками, и с ними продолжают вновь родственное разведение». Вот что советует Врифт, в то время как следует поступать как раз наоборот. Лишь отобрав высококачественных производителей, можно допустить применение родственного разведения. Ведь недаром в зоотехнии считается общепризнанным, что только отдельные,

выдающиеся производители ведут породу.

Здесь же важно отметить, как указывал еще Райт, что инбридинг на одного из родителей типа поглощения в случае его гетерозиготности ведет не к повышению гомозиготности, а лишь к генетическому сходству, что не одно и то же. Возьмем потомство состава $AA + 2Aa + aa$ (где количество гомо- и гетерозигот одинаково) и будем инбридировать на одного из родителей строения Aa . Легко видеть, что в результате такого инбридинга мы получим следующее:

- 1) $AA \times Aa = 2AA + 2Aa$
- 2) $Aa \times Aa = AA + 2Aa + aa$
- 3) $aa \times Aa = 2Aa + 2aa$

$$= 3AA + 6Aa + 3aa,$$

т. е. соотношение между гомо- и гетерозиготами остается тем же самым.

Если же взять случай, где инбридируется на отца Aa гомозиготное потомство строения aa , то в первом же поколении получится увеличение гетерозиготности ($Aa \times aa = 50\% Aa$ и $50\% aa$).

Между тем утверждения о повышении гомозиготности при всяком инбридинге имеются в генетической литературе без всяких оговорок.

Неправильность таких утверждений очевидна. В то время как скрещивание типа «брат и сестра» ведет автоматически к повышению гомозиготности, инбридинг на отца, даже многократно применяемый на определенного производителя, может, как мы только что видели, не только не вести к повышению гомозиготности, но, наоборот, увеличивать гетерозиготность популяции. Поэтому надлежит строго различать типы спариваний, которые применяются при инбридинге.

1. Инбридинг типа самооплодотворения.

2. Инбридинг на одного из родителей типа поглощений.

К первому надлежит отнести самооплодотворение, спаривание брата с сестрой, полубратьев и полусестер, спаривание двоюродных братьев и сестры.

К другому типу инбридинга, принципиально отличному от этого, надо отнести инбридинг на определенно-го производителя.

Лучшие заводчики Англии и других стран, вся практика животноводства и американского птицепроизводства говорят о лучших результатах при инбридинге на одного из родителей (отца) с одновременным жестким отбором.

Путем первоначального отбора немногих выдающихся производителей, а затем последующего применения инбридинга на этого производителя шли все выдающиеся животноводы: Беквель, Коллинги и др., создавшие замечательные породы: шортгорнов, юркширов и пр., словом, все те заводчики, на которых ссылаются, но без достаточных оснований, Врифт, когда он предлагает идти тем путем, которым идут растениеводы при работе с самоопылятелями (путем первоначальной закладки гомозиготных линий и последующего отбора).

Замечательные работы проф. М. Ф. Иванова по созданию украинской степной белой свиньи, где применялся инбридинг: 1) на отца и 2) брат и сестра показывают, что лучшие результаты получились от инбридинга на отца (см. ст. проф. Иванова М. Ф. в ж. «Проблемы животноводства», № 1 за 1933 г.). При выведении белой украинской свиньи применялись два основных метода: тесный инбридинг и сильная браковка; при этом чрезвычайно важно учесть, что инбридинг велся уже на опре-

деленного выдающегося по своим качествам производителя — хряка Аскания 1. По живому весу Асканий 1 превосходил всех хряков, бывших в Аскании Нова за все время существования там свиноводства.

Система же спариваний по типу брат и сестра, ведущая к повышению гомозиготности в этих работах, дала худшие результаты. Систематически на протяжении нескольких поколений она в практике животноводства почти не проводилась. Имевшиеся же случаи одно-, максимум двукратного применения такого способа спариваний, как известно, могут повысить степень гомозиготности на 20—25 %, что далеко еще от полной гомозиготности.

Известно также, что во всех случаях применения тесного инбридинга имел место жесткий отбор по конституции и экстерьеру наиболее крепких и здоровых животных из получающегося потомства. Недоучет важного значения отбора наиболее крепких по конституции животных уже приводил не раз к печальным последствиям в животноводстве (см. например статью П. Н. Кудрявцева «О бессистемном инбридинге в свиноводстве»). Весьма вероятно, что эти более крепкие и здоровые животные были гетерозиготны по целому ряду генов.

В этой же статье М. Ф. Иванов отмечает, что «от самых выдающихся по качеству чистокровных производителей получают разнородные по классности поросята».

Говоря об одинаковом селекционном подходе в животноводстве и растениеводстве, Врифт считает, что для того, чтобы получить линии животных, которые обладают желательными признаками, имеется единственный путь. «Это

тот же путь, по которому шли в работах с самоопыляющимися растениями» (стр. 124).

В то время как сами растениеводы проводят резкую грань между перекрестно-опылителями и самоопыляющимися растениями (см. например Жегалов, «Введение в селекцию с.-х. растений», стр. 412—413) Врифт не замечает существенных различий между селекционной работой с животными и селекцией даже самоопылителей.

В этом существенном отличии практического подхода в племенном животноводстве по сравнению с селекцией самоопылителей мы видим прежде всего качественную специфику, различающую работу животновода и растениевода. Этой специфике не понимают Врифт и некоторые наши зоотехники и генетики. На других особенностях селекционной работы в животноводстве мы здесь не останавливаемся.

Длительное и последовательное применение родственного разведения, сильно повышающего гомозиготность, бесспорно поведет к снижению жизнеспособности, плодовитости, яйценоскости, мясности и некоторых других хозяйственно ценных качеств. Следовательно установка на массовое применение родственного развития без предварительного отбора выдающихся производителей является неправильной и практически вредной.

Не может быть сомнения, что многие виды продуктивности теснейшим образом связаны с жизнеспособностью (плодовитость, рабочая способность, резвость лошадей и др.), следовательно стремиться к достижению полной гомозиготности в данном случае нет никакой необходимости. Но вместе с тем важно отметить, что в отношении некоторых хозяйственно ценных признаков, гетерозис в

отношении которых не обнаружен, гомозиготность может оказаться даже полезной.

Следовательно задача племенной работы должна сводиться не к созданию гомозиготных особей, которые, раз будучи созданы, могли бы разводиться в дальнейшем, не теряя своей ценности без постоянного отбора и подбора. Наша цель — создавать высокопродуктивных и жизнеспособных животных. Если эти свойства являются результатом известного сочетания гомо- и гетерозиготности, то наша задача — уметь находить и поддерживать такие сочетания.

В этом отношении мы целиком разделяем точку зрения проф. Д. А. Кисловского.

Первоочередной задачей должно являться отыскание в породе выдающихся в племенном отношении производителей, применяя метод испытания их по потомству. Выявив таких исключительных особей («лидеров» по Серебровскому), необходимо добиться повышения генетического сходства породы с данным производителем. В этой работе найдется место и инбридингу, но целью инбридинга в данном случае будет не перевод линии или породы в гомозиготное состояние, а только лишь повышение генетического сходства с этими производителями.

Выводы

1. Обзор имеющихся экспериментальных данных показывает, что в результате инбридинга, ведущего к повышению гомозиготности, происходит уменьшение жизнеспособности и некоторых видов продуктивности в виде определенной закономерности.

2. Результаты опытов Кинг, являющиеся на первый взгляд исключением из этой закономерности, в действительности этим исключением не являются и находят себе

объяснения в различии методики опыта (применение жесткого отбора наиболее жизнеспособных).

3. Авторами высказано предположение, что генетический комплекс, обуславливающий высокую жизнеспособность, является в значительной мере гетерозиготным, вследствие чего опыты, в которых тесный инбридинг сопровождался жестким отбором наиболее жизнеспособных, не могли привести к значительной гомозиготности.

4. Широко распространенная концепция о нейтральности инбридинга признается неправильной. Наиболее вероятным объяснением снижения жизнеспособности и продуктивности является повышение гомозиготности, происходящее при некоторых типах инбридинга. Явление гетерозиса, широко распространенное в растительном и животном мире, находит себе объяснение в повышенной гетерозиготности гибридов.

5. Наряду со значением сцепления доминантов с рецессивами (Ист и Джонс) определенное значение имеет и гетерозиготность некоторых генов сама по себе (облигатная гетерозиготность (Шелл, Кисловский)). Авторами показан ряд причин, в силу которых могут возникать облигатно-гетерозиготные гены, а именно: а) в силу разнонаправленности мутационного процесса; б) в силу естественного отбора генов в гетерозиготном состоянии; в) в силу процесса дифференциации действия генов благодаря подбору модификаторов в процессе эволюции вида.

6. Учитывая длительный процесс развития того или иного вида и происходящий при этом процесс эволюции доминантности, обусловленный подбором соответствующих модификаторов (Фишер — Меллер), можно предполагать, что

в результате этого процесса происходила дифференциация действия генов на поле полезного действия (доминантная часть) и поле вредного действия (рецессивная часть). Вследствие такой дифференциации соответственные гены имеют двойственный эффект своего действия. Перевод в гомозиготное состояние таких двойственно действующих генов неминуемо ведет к выявлению рецессивной части и следовательно к понижению жизнеспособности.

7. Авторы не стоят на той точке зрения, что только гетерозиготные по всем генам особи обуславливают высшую продуктивность. Они отрицают лишь возможность получения высокой жизнеспособности и высокого проявления некоторых видов продуктивности при полной или близкой к ней гомозиготности.

8. Представляется, что особи гетерозиготные являются наиболее жизнеспособными и продуктивными, находится в противоречии с обще-распространенным пониманием вариационного ряда. Изложенное в тексте понимание о распределении генотипов в вариационном ряду снимает это противоречие. Новое представление о распределении генотипов в вариационном ряду не отрицает прежнего, а является лишь необходимым к нему дополнением.

9. Неправильные теоретические воззрения на генетическую сущность жизнеспособности и продуктивности ведут к неправильным установкам в племенном деле, в частности, по вопросу о практическом использовании инбридинга. Роль инбридинга по отношению к некоторым видам продуктивности должна сводиться не к увеличению гомозиготности, а к повышению генетического сходства с выдающимися по продуктивности особями.