Из книги: Монтуклет А. Генетика 1962г

Глава XI

Наследование количественных признаков

В первые годы развития менделевской генетики внимание исследователей было направлено на изучение наследования качественных признаков. При попытках проанализировать наследование количественных признаков, таких, как высота растений, раннеспелость, размеры листьев, длина колоса, общие размеры (у животных) и т. п., были получены результаты, которые, казалось, противоречили законам Менделя. Большое затруднение при изучении наследования количественных признаков состояло в том, что в F_2 невозможно четко различить разные категории потомства и что изменчивость во втором поколении немногим выше, чем в F_1. Как правило, гибриды F_1 в отношении количественных признаков оказываются промежуточными между родителями. Такое промежуточное состояние сохраняется и в последующих поколениях.

Обусловленность количественных признаков такими же расщепляющимися генами и передача их в соответствии с теми же законами, которым подчинены гены качественных признаков, установил Нильссон-Эле лишь в 1910 г. Это открытие было очень важным вкладом в развитие основных положений генетики и послужило прочной базой для практического использования генетики в области растениеводства.

Полимерные гены

Отношения при полимерном расщеплении

Хотя результаты работ Нильссона-Эле главным образом приложимы к наследованию количественных признаков, однако исходным пунктом для его исследований служили определенные отношения, получаемые при расщеплении качественных признаков. Производя скрещивания у пшеницы и овса, Нильссон-Эле изучал наследование окраски зерен и получил при ди- и тригибридном расщеплениях новые и особые отношения 15 : 1 и 63 : 1. Как уже отмечалось выше (стр. 71), расщепление в таких отношениях можно

объяснить сходным действием нескольких генов. Такие гены называют *полимерными*. (В американской генетической литературе они обычно называются *множественными генами* или *множественными факторами*.) Под этим подразумевается, что два или более доминантных генов, принадлежащих к различным парам аллелей, вызывают развитие одного и того же внешнего признака. Эффект их взаимодействия будет сходным (расщепление 15 : 1 или 63 : 1) независимо от того, имеются ли в наличии один или несколько таких генов. В этих случаях только полностью рецессивная комбинация ясно отличается от всех других комбинаций, получаемых в F_2.

Если имеются два полимерных гена, то в F_2 будет получено расщепление в отношении 15 : 1. Из 16 квадратов решетки для дигибридного скрещивания (см. стр. 56) 15 будут содержать от 1 до 4 доминантных генов, и только одна комбинация в нижнем правом углу представляет собой двойной рецессив. В случаях тригибридного расщепления в диаграмме будет 64 квадрата (8×8), из которых 63 содержат от 1 до 6 доминантных генов. В случаях полимерного наследования с парами аллелей R_1-r_1, R_2-r_2 и R_3-r_3 эти 63 комбинации внешне примерно одинаковы и только тройная рецессивная комбинация $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$ будет резко отличаться от других комбинаций своим внешним видом.

Непрерывная изменчивость

При полимерном наследовании можно различать два типа влияний доминантных генов: в одних случаях влияние одного доминантного гена соответствует по своей силе влиянию двух доминантных генов или более; в других случаях влияние доминантных генов суммируется. Последнее означает, например, что в какомлибо дигибридном расщеплении комбинация *Aabb* действует слабее, чем комбинации *AAbb* или *AaBb*, которые в свою очередь обладают более слабым эффектом, чем комбинации *AABb* и *AaBB*. Максимальный эффект дает только одна комбинация — *AABB*. Эти различные степени проявления признака обусловлены генотипической дискретностью, однако внешне эффект выражается в непрерывной изменчивости, причем различия между особями еще более сглаживаются под действием среды. Так как каждая особь подвергается влиянию большого числа разнообразных факторов среды и так как эти факторы действуют на разных особей в разной степени, то среда будет выравнивать наследственные различия.

Поэтому генотипическую изменчивость, обусловливаемую полимерными генами, трудно отличить от изменчивости, вызванной исключительно влиянием внешней среды. Непрерывная изменчивость особенно ярко выражена в тех случаях, когда признак

определяется большим числом полимерных генов. При этом крайние комбинации в F_2 встречаются исключительно редко по сравнению с множеством более или менее промежуточных комбинаций. При дигибридном расщеплении крайние комбинации *AABB* и *aabb* составляют $\frac{2}{16}$ от общего числа образующихся комбинаций. При тригибридном расщеплении это отношение составляет всего $\frac{2}{64}$, а при тетрагибридном — $\frac{2}{256}$ и т. д. Следовательно, если в F_2 мы имеем ограниченное число особей, а число полимерных генов велико, то практически все особи F_2 будут нести доминантные и рецессивные полимерные гены в равных количествах. В среднем все потомство окажется поэтому более или менее промежуточным между исходными родительскими особями и в этом отношении будет сходно с первым поколением.

Поэтому создается впечатление, что в F_2 не происходит расщепления и что промежуточная конституция, характерная для F_1, сохраняется также и в F_2. Однако, получив от достаточно большого числа растений F_2 еще одно поколение — F_3, можно показать, что на самом деле во втором поколении имеет место генотипическая изменчивость. Эти семьи F_3 получаются от растений F_2, имеющих различные генотипы, и поэтому разные семьи будут состоять из многих особей, отличающихся от членов других семей по генотипической конституции. В большинстве случаев генотипические различия приведут также и к внешним различиям, в которых проявляется расщепление.

Такой материал удобен для статистического анализа, с помощью которого можно, например, показать, что степень изменчивости в F_2 больше, чем у родителей и чем в F_1; что изменчивость в F_3 благодаря увеличивающейся гомозиготности оказывается менее выраженной, чем в F_2, и что разные семьи в F_3 отличаются друг от друга как по среднему значению разных признаков, так и по степени изменчивости.

Возможно, что столь сжатое изложение вопроса о непрерывной изменчивости затруднит восприятие материала. Для того чтобы читатель получил более ясное представление о характере наследования признака, обусловленного полимерными генами, на фиг. 45 приведена диаграмма тригибридного расщепления у пшеницы по признаку краснозерности. Как мы уже знаем, у тригибрида образуются гаметы восьми разных типов; при помощи решетки Пэннета, состоящей в данном случае из 64 клеток, можно рассчитать число возможных комбинаций, возникающих в результате случайного сочетания этих восьми типов гамет. Генотипы всех 64 комбинаций указаны на диаграмме, где все они сгруппированы по определенному принципу. В левом конце диаграммы помещена

Частота		0	1	2	3	4	5	6
								$R_1R_1r_2r_2R_3r_3$
								$R_1R_1r_2r_2R_3r_3$
								$r_1r_1R_2R_2R_3r_3$
								$r_1r_1R_2R_2R_3r_3$
								$R_1R_1R_2r_2r_3r_3$
15		$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1R_1R_2r_2r_3r_3$	$R_1R_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1R_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$
		$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$
		$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$
6		$r_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1R_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1R_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1R_1R_2r_2R_3r_3$
		$r_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2R_3r_3$	$r_1r_1R_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1R_1r_2r_2R_3r_3$
		$R_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$r_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$R_1R_1r_2r_2R_3r_3$
1	$r_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$r_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3r_3$	$r_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$	$r_1r_1r_2r_2R_3r_3$	$R_1r_1r_2r_2r_3R_3$
Степень краснозерности		0	1	2	3	4	5	6

Фиг. 45. Генетический состав поколения F_2 при тригибридном скрещивании (наследование красной окраски зерна у пшеницы).

одна-единственная комбинация, совершенно лишенная доминантных факторов, обусловливающих краснозерность. Правее расположены шесть комбинаций, каждая из которых содержит по одному из факторов краснозерности; затем последовательно идут комбинации с 2, 3, 4, 5 и 6 подобными факторами. Как видно из диаграммы, частота указанных выше классов равна 1, 6, 15, 20, 15, 6 и 1, а степени краснозерности, соответствующие указанным комбинациям, могут быть обозначены как 0, 1, 2, 3, 4, 5 и 6, где 0 означает белозерность, а 6 — наиболее резко выраженную краснозерность. Между этими двумя крайними классами располагаются пять классов краснозерности, различающихся по интенсивности окраски. Практически очень трудно, а может быть даже и невозможно, отделить эти классы друг от друга, так как всевозможные воздействия среды стирают грани между ними. Тем не менее данная диаграмма весьма поучительна. Так, бросается в глаза, что F_3, полученные в результате самоопыления различных растений F_2, должны, как правило, отличаться друг от друга по среднему генотипу и по внешнему виду. Для тех, кто знаком со статистикой, очевидно также, что числа 1—6—15—20—15—6—1 представляют собой коэффициенты разложения бинома $(p + q)^6$, являющегося частным случаем бинома Ньютона $(p + q)^n$.

По мере возрастания n распределение коэффициентов разложения будет все более приближаться к так называемому нормальному распределению. Из этого следует, что распределение фенотипов в популяции может по мере возрастания числа взаимодействующих генов все более и более приближаться к непрерывному. Это становится очевидным из следующего расчета, показывающего относительную частоту различных генотипов у растений F_2, происходящих от растений F_1, гетерозиготных по 1—5 парам аллелей (табл. 2).

Таблица 2

Число пар генов, по которым идет расщепление (n)	Число активных аллелей											Число особей
	$n-5$	$n-4$	$n-3$	$n-2$	$n-1$	n	$n+1$	$n+2$	$n+3$	$n+4$	$n+5$	
1					1	2	1					4
2				1	4	6	4	1				16
3			1	6	15	20	15	6	1			64
4		1	8	28	56	70	56	28	8	1		256
5	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	1024

Однако подобный же непрерывный характер может носить изменчивость по какому-либо количественному признаку, целиком обусловленная воздействием факторов среды. Поэтому, столкнувшись с такой изменчивостью, невозможно сразу определить, обусловлена ли она исключительно факторами среды или же здесь имеет место и генетическая изменчивость, вызванная расщеплением полимерных генов. Для того чтобы выяснить это, достаточно провести анализ потомства отдельных растений; этот метод особенно удобен в применении к самоопыляющимся видам.

В рассмотренном нами примере мы предполагали, что действие генов носит чисто аддитивный характер и что интенсивность краснозерности усиливается с увеличением числа доминантных факторов. Весьма вероятно, что в действительности подобная ситуация наблюдается редко. Реальная картина может изменяться под влиянием *доминирования*, при котором комбинация R_1r_1 дает такой же или почти такой же эффект, как и комбинация R_1R_1. Кроме того, возможны различного рода эпистатические взаимодействия (см. стр. 70) между генами, лежащими в разных локусах.

Несмотря на то что были разработаны усовершенствованные методы статистического анализа, мы вынуждены признать, что еще не существует надежных методов для определения числа генов, обусловливающих расщепление по какому-то количественному признаку. Как правило, эти методы позволяют установить лишь *минимальное* число генов, обусловливающих это расщепление. Положение еще более усложняется, если часть этих генов сцеплена между собой и если степень их доминантности варьирует. Кроме того, имеются основания считать, что доминантность различается по силе у разных аллелей и что полимерный ген может быть доминантным у одной особи и рецессивным у другой в зависимости от совокупного влияния остальной генетической конституции.

Наконец, необходимо указать, что, по мнению некоторых исследователей, изменчивость и наследственность количественных признаков обусловлена *множественными аллелями* (стр. 47), а не полимерными генами. Однако, хотя известны примеры, когда множественные аллели оказывают влияние на количественные признаки, тем не менее подобные примеры — лишь частные случаи, составляющие небольшую долю изменчивости количественных признаков.

Различные случаи полимерии. Полигены

Существует два основных типа полимерных генов: 1) полимерные гены, которые идентичны или гомологичны друг другу и располагаются в соответствующих локусах в разных наборах более или менее гомологичных хромосом; 2) полимерные гены, расположенные в разных локусах, но определяющие развитие одного и того же внешнего признака.

Наиболее важную роль в наследовании количественных признаков играют полимерные гены второго рода. В случае таких генов четкие отношения при расщеплении редки или совсем не получаются. Наблюдавшиеся Нильссоном-Эле отношения 15 : 1 и 63 : 1 представляют, следовательно, особый случай. Однако, исходя из этих отношений, Нильссон-Эле смог показать, что количественные признаки наследуются в основном так же, как и качественные. Наследование количественных признаков также подчиняется менделевским законам расщепления, хотя расщепление усложнено большим числом участвующих генов и взаимодействием между этими генами.

Нильссону-Эле удалось четко проанализировать такое взаимодействие на примере генов, определяющих расстояние между колосками в колосьях пшеницы. В этом случае взаимодействие происходит между двумя различными генами, определяющими это расстояние, и одним геном-супрессором, эпистатичным факторам расстояния.

Английский исследователь К. Мазер, особенно много занимавшийся изучением наследования количественных признаков, сделал попытку разграничить «главные» гены, ответственные за более отчетливо проявляющиеся качественные различия, и *полигены*, обусловливающие главным образом наследование количественных признаков. Он высказал также предположение, что обе эти группы генов различаются и по своей локализации в хромосомах. По мнению Мазера, «главные» гены сосредоточены исключительно в генетически наиболее активных эухроматиновых участках хромосомы, тогда как полигены, вероятно, располагаются не только в эухроматиновых, но и в гетерохроматиновых участках, причем главным образом в последних (о различиях эухроматина и гетерохроматина см. стр. 246).

Однако Мазер указывает также, что между генами, вызывающими ясно выраженные качественные эффекты, и генами, оказывающими лишь небольшие количественные влияния, существуют непрерывные переходы. Кроме того, один и тот же ген может в одном отношении оказывать ясное качественное действие, но в то же время обладать плейотропным действием количественного характера. Следовательно, термин «полиген», который сейчас часто используется, не означает ничего принципиально нового. Это всего лишь новое название для старого представления о полимерном, или множественном, гене.

Однако исследования Мазера и его сотрудников сильно способствовали разработке этой трудной, но важной области и привели

к созданию ценных статистических методов. Из общих представлений, которые были развиты на основе этих работ, заслуживают упоминания следующие.

В каждой хромосоме, вероятно, имеется большое число полигенов. Эти полигены образуют блоки, которые в результате естественного отбора оказываются хорошо сбалансированными, т. е. гены расположены друг относительно друга в таком порядке, при котором их взаимодействие оказывает наиболее благоприятный эффект. Следует различать сбалансированность генов у самооплодотворяющихся и у перекрестноопылодотворяющихся видов. Для первых очень важно, чтобы *внутренний баланс* между генами в пределах каждой хромосомы был оптимален, а у видов с перекрестным оплодотворением необходимо также учитывать важность *взаимного баланса*. Это означает, что гомологичные, но генетически различные хромосомы, которые при перекрестном оплодотворении попадают в одну зиготу, в процессе эволюции постепенно приспособились друг к другу и при взаимодействии дают наиболее благоприятные результаты.

Указанные условия равновесия важны также для биологической изменчивости. При нормальных условиях жизни и при строго постоянной среде генетическая изменчивость нежелательна и предотвращается тем, что полигены образуют блоки, более или менее прочно связанные благодаря сцеплению. На случай, если среда изменится и возникнет необходимость в новых наследственных комбинациях, в хромосомах существует резерв изменчивости, который реализуется в редких случаях перекреста. Эксперименты по отбору у дрозофилы показывают, что такое представление нельзя считать голой спекуляцией. На первых стадиях таких экспериментов отбор довольно быстро дает некоторые ограниченные результаты, обусловленные обычной рекомбинацией хромосом. Когда же спустя некоторое время блоки генов в хромосомах оказываются разорванными перекрестом, отбор дает новые и часто гораздо более значительные результаты.

Выбор шкалы для оценки эффекта генов, обусловливающих количественные признаки

При измерениях количественных признаков обычно пользуются арифметической шкалой и арифметическими средними $A = \frac{a_1 + a_2 \ldots a_n}{n}$. Если подобные измерения производят в сочетании с генетическим анализом, то это означает, что в данном случае предполагается *аддитивность* действия генов. Однако есть основания полагать, что действие генов, обусловливающих рост, носит не аддитивный, а скорее *мультипликативный* характер

Таблица 3

Скрещивавшиеся сорта	Средний вес плодов исходных сортов, г		Средний вес плодов, г		Теоретически вычисленный средний вес плодов, г	
	A	Б	F_1	F_2	геометрически	арифметически
А						
Б						
Красный смородиновидный × Вильчатый Путмена	1,1	57,0	7,1	7,5	7,7	29,0
Красный смородиновидный × Гонор яркий	1,1	150,0	9,4	6,5	12,3	76,7
Красный смородиновидный × Танжерин	1,1	173,6	8,3	9,5	13,2	87,3
Красный смородиновидный × Альбина	1,1	312,0	12,6	12,3	17,5	156,5
Желтый грушевидный × Персиковый	12,4	42,6	23,1	26,2	23,6	27,5
Персиковый × Карликовый аристократ	42,6	112,4	67,1	73,3	69,5	77,5
Виноградный честерский × Карликовый аристократ	55,8	112,4	73,3	81,1	79,0	84,1
Белое яблоко × Гонор яркий	39,1	150,0	49,9	57,2	76,5	94,5

т. е. представляет собой произведение, а не сумму эффектов отдельных генов, обусловливающих данный признак. В таких случаях может быть целесообразно пользоваться геометрическими средними $D = \sqrt[n]{a_1 \cdot a_2 \ldots a_n}$. Если мы имеем дело лишь с двумя величинами, то их геометрическое среднее представляет собой корень квадратный из их произведения. Если эти две величины равны, то их геометрическое и арифметическое средние равны, если же эти величины неравны, то геометрическое среднее меньше арифметического.

В качестве примера того, что в некоторых случаях геометрическое среднее лучше описывает суть дела, чем арифметическое среднее, приведем данные о весе плодов в F_1 и F_2, полученных при некоторых межсортовых скрещиваниях помидоров (табл. 3.)

В табл. 3 приведены средние веса плодов у родительских сортов и у потомков F_1 и F_2 от скрещиваний между этими сортами. Для сравнения с фактическими данными о весе плодов у гибридов F_1 и F_2 были вычислены также арифметическое и геометрическое средние веса плодов двух родительских сортов, участвовавших в каждой комбинации. Таблица разделена на две части — верхнюю и нижнюю. В верхней части представлены те скрещивания, в которых родительские сорта резко отличались друг от друга по весу плодов. В этих случаях средний вес плодов у гибридов F_1 и F_2 гораздо ближе к геометрическому среднему этого признака для родительских сортов, чем к арифметическому. Так, при скрещивании Красный смородиновидный × Альбина (у первого из этих сортов средний вес плодов равен 1,1 *г*, а у второго — 312,0 *г*; геометрическая средняя веса плодов для этих двух сортов равна 17,5 *г*, а арифметическая средняя — 156,5 *г*) в F_1 средний вес плодов равен 12, 6*г*, а в F_2 — 12,3 *г*. Эти величины гораздо ближе к геометрическому среднему веса плодов для родительских сортов (17,5 *г*), чем к арифметическому среднему (156,5 *г*).

В тех случаях, когда действие генов носит мультипликативный, а не аддитивный характер, удобнее пользоваться *логарифмической шкалой*, т. е. вместо самих чисел, служащих количественным выражением изучаемых признаков, брать логарифмы этих чисел. В большинстве случаев, однако, можно, по-видимому, ограничиваться арифметическими средними и арифметической шкалой.

Хозяйственно важные признаки, обусловленные полимерными генами

Исследования Нильссона-Эле были связаны с его работой по выведению новых сортов пшеницы и овса. Его теоретические представления развивались и подтверждались в процессе работы

с гибридами этих злаков. Родительские формы гибридов различались по таким важным хозяйственным признакам, как зимостойкость, раннеспелость, устойчивость к заболеваниям, прочность соломы и т. п. Кроме того, они различались также по многим незначительным признакам, как, например, окраска листьев и их форма, вид колоса и метелки, размер и цвет зерен и другие.

Так как пшеница и овес — самоопыляющиеся виды, то сильная генотипическая изменчивость в F_2 и в последующих поколениях постепенно переходит в гомозиготность. Нильссон-Эле смог показать, что из такого ставшего гомозиготным гибридного материала можно получить большое число генетически различных типов; эти типы образуют постепенный ряд переходов в отношении степени выражения признаков, по которым различаются исходные родительские сорта. У пшеницы и овса обнаружено почти неограниченное число таких градаций как по внешним признакам, так и по признакам, имеющим большое физиологическое и хозяйственное значение; это свидетельствует о том, что число генов, рекомбинировавших в скрещиваниях, было очень велико.

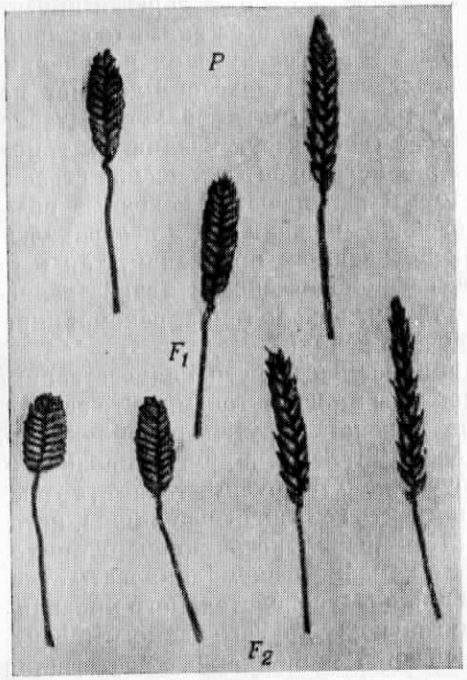
С практической точки зрения невыгодно, что количественные признаки, как правило, обусловлены многими генами. Это затрудняет объединение двух ценных признаков путем рекомбинации. Если какой-то признак обусловлен 10 генами, а другой признак (у другой родительской формы) обусловлен 10 другими генами, то после скрещивания очень трудно получить гомозиготную линию, которая содержала бы все 20 генов. Как правило, селекционеру приходится довольствоваться тем, что ему удалось скомбинировать относительно большое число генов для одного желательного признака с относительно большим числом генов для другого ценного признака. Максимальная степень желаемой комбинации достигается крайне редко.

Работа с количественными признаками затрудняется не только тем, что они определяются большим числом генов, но и явлением генетического сцепления. Часто в одной и той же хромосоме находится серия разных генов, из которых одни оказывают положительное влияние на развитие данного признака, а другие — отрицательное. Конечно, в какой-то степени удается разделить эти гены благодаря перекресту, однако практически часто бывает трудно получить такой результат.

Трансгрессия при расщеплении

Зависимость экономически важных признаков от многих полимерных генов имеет также некоторые преимущества. Если скрещиваются две родительские формы, обладающие в равной степени каким-нибудь желательным признаком, то в результате

расщепления в потомстве могут получиться формы, превосходящие обоих родителей по этому признаку. Такие *трансгрессии* представляют также значительный теоретический интерес. В основе образования трансгрессий лежит процесс, который проще всего



Фиг. 46. Трансгрессивное расщепление после скрещивания двух сортов пшеницы (компактная и сверхранняя).
У некоторых растений F_2 определенные признаки выражены сильнее чем у родительских особей (P).

можно пояснить при помощи следующей схемы:

P	*AAbb* × *aaBB*	
F_1	*AaBb*	
F_2	*AABB* ———	*aabb*
(положительная трансгрессия)		(отрицательная трансгрессия)

В этой схеме каждая из родительских форм несет один доминантный ген (соответственно *A* и *B*), связанный с определенным признаком. В потомстве от гибридов F_1 (*AaBb*) могут возникнуть комбинации, которые являются трансгрессивными, т. е. превосходят родителей по степени развития данного признака. Одна из таких комбинаций, *AABB*, содержит оба доминантных гена и представляет собой *положительную трансгрессию*; напротив, комбинация *aabb* представляет собой *отрицательную трансгрессию*, утратившую как ген *A*, так и ген *B*.

В первую очередь приведенная схема отражает положение, существующее у самооплодотворяющихся видов, у которых трансгрессии можно получить в виде новых гомозиготных и поэтому константных разновидностей (фиг. 46). Однако можно получить трансгрессии и у видов с перекрестным оплодотворением, хотя в этих случаях трансгрессивные особи гетерозиготны и дают поэтому изменчивое потомство.

Наша схема не соответствует действительности лишь в одном отношении: число генов в случаях трансгрессивного расщепления практически всегда больше двух. Что же касается количественных признаков, то число участвующих в их определении генов всегда очень велико. Из этого следует, что трансгрессии в таких случаях встречаются часто, но получить особи с крайним выражением трансгрессии трудно.

ЛИТЕРАТУРА

Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. 20, 1955. Population genetics: The nature and causes of genetic variability in populations.
East E. M., A mendelian interpretation of variation that is apparently continuous, Am. Naturalist, 44, 65—82 (1910).
Falconer D. S., Introduction to quantitative genetics, 3rd. printing, New York, 365 pp., 1964.
Hiorth G. E., Quantitative Genetik, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 467 pp., 1963.
Lerner I. M., The genetic basis of selection, New York and London, 298 pp., 1958.
Mather K., Biometrical genetics, London, 162 pp., 1949.
Mather K., The genetical structure of populations, Symposia of the Soc. for Exp. Biol., VII, 66—95 (1953).
Mather K., The genetical units of continuous variation. Proceed. 9th Internat. Congr. Genetics, Caryologia 6, Suppl. 1, 106—123 (1954).
Mather K., Evolution in polygenic systems, Accad. Naz. dei. Lincie, Estratta dal Quaderno № 47, Evoluzione e Genetico, Colloquio Internat., Roma, 131—152 (1960).
Mather K., Genetics, pure and applied. The fifth Bateson Lecture, John Innes Institute, 1—15, 1960.
MacArthur J. W., Butler L., Size inheritance in the tomato, Genetics, 23, 253—268 (1938).
Nilsson-Ehle H., Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen, Botan. Notiser, 257—294 (1908).
Nilsson-Ehle H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen, I., Lunds Univ. Årsskrift, N.F. Afd. 2. Bd. 5. № 2, 1—122 (1909).
Nilsson-Ehle H., Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen II, Lunds Univ. Årsskrift, N.F. Afd. 2, Bd. 7, № 6, 1—84 (1911).
Robertson F. W., Studies in quantitative inheritance XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*, J. Genetics, 55, 428—443 (1957)

Глава XXX

Генетика и животноводство

Хотя селекция растений и промышленное растениеводство тесно связаны между собой, все же между ними можно провести четкую грань. Иначе обстоит дело в отношении улучшения и размножения наших домашних животных. С незапамятных времен селекция животных имела целью улучшение потомства, а для получения потомства всегда отбирали животных, которые, с точки зрения человека, сами обладали наилучшими качествами. Подобный метод улучшения животных, правда, примитивен, но длительное использование его дало важные результаты.

Подобно культурным растениям, все виды домашних животных чрезвычайно изменчивы и делятся на множество различных пород или отродий. Эти породы отчасти генетически адаптированы к условиям их обитания; следовательно, у домашних животных также можно обнаружить известную экотипическую дифференциацию. Возможно, что было бы неразумным пытаться переводить северную горную породу крупного рогатого скота в Южную Швецию или скот низменностей переводить в северные районы. Эти породы наилучшим образом адаптированы к тем районам, где их разводят в настоящее время, а между ними лежат области распространения шведского красного и белого скота, также наиболее подходящих для разведения в занимаемых ими областях.

Эта глава посвящена оценке значения главных генетических закономерностей для селекции животных и выяснению того, в какой мере генетика может служить основой племенной работы.

Индивидуальные качества и племенная ценность животного

В этом вопросе, как и во всех остальных проблемах биологии, основное значение имеет не только различие между фенотипом и генотипом, но и сопутствующее ему различие между наследственной и ненаследственной изменчивостью.

Прежде животноводы придавали чрезмерное значение экстерьерным особенностям и пытались найти связь между особенностями экстерьера и хозяйственно-ценными признаками. Выставки и соревнования на получение призов, проводившиеся на основе произвольно установленных норм оценки экстерьера, часто имели отрицательное влияние, в частности потому, что призовым животным нередко при помощи специальных методов придавали внешний вид, соответствующий «идеалу красоты» для данной породы. Хотя известный консерватизм в этом отношении сохранился до сих пор, однако необходимость различать чисто индивидуальные свойства животного от его племенных свойств становится все более ясной.

Уже Мендель знал, что две особи, по внешности идентичные, могут иметь различную генетическую конституцию (например, *AA* и *Aa*). Поэтому при определении сравнительной племенной ценности двух быков нельзя быть уверенным в том, что бык, более крупный и сильный или более отвечающий установленным нормам телосложения и окраски, будет также давать и лучшее потомство, т. е. коров с высокой молочной продуктивностью. Единственным точным методом оценки племенных качеств животных может служить, так же как и у культурных растений, *испытание по качеству потомства*. Решение вопроса о целесообразности дальнейшего использования быка на племя становится возможным лишь при наличии данных о продуктивности его дочерей.

Подобные надежные данные, получаемые при испытании по качеству потомства, особенно, конечно, необходимы для крупных домашних животных, у которых каждая особь имеет большое экономическое значение. У более мелких животных, размножающихся быстрее, например у свиней и домашней птицы, оценка по качеству потомства менее необходима; отбор здесь, как правило, основывается непосредственно на фенотипе, несмотря на то что порой такой отбор может оказаться ошибочным.

Испытания по качеству потомства создают возможность определять при помощи статистических методов так называемую *наследуемость* данного признака, т. е. устанавливать, какая часть изменчивости обусловлена генетическими факторами и какая — условиями среды. При этих расчетах предполагается, что они касаются количественных признаков, обусловленных полимерными генами. Определение наследуемости может иметь большое значение для практики племенной работы. Тем не менее надо иметь в виду, что это скорее статистический, чем генетический метод, и, применяя его, мы можем определить лишь некоторые средние состояния, не дающие нам детальных сведений о генетической основе различных признаков.

В прежние годы применению испытания по качеству потомства у крупного рогатого скота препятствовали короткий срок жизни быков и их ограниченная способность функционировать в качестве производителей. Благодаря широкому применению искусственного осеменения возможности испытания по качеству потомства теперь сильно возросли. Разбавляя сперму от одного быка, можно в течение года осеменить около 1000 коров, тогда как прежде один бык мог бы покрыть лишь до 50 коров. Таким образом, введение искусственного осеменения, помимо всего прочего, дает три существенных преимущества: 1) возможность сильно сократить число производителей; 2) возможность легко получить достаточное число потомков для оценки племенных качеств быка; 3) возможность получить от быков, положительно оцененных при испытании по потомству, многочисленное потомство за те несколько лет жизни, которые остались им после того, как выявились результаты оценки по качеству потомства. Более того, возможности искусственного осеменения увеличились еще больше после того, как было открыто, что продолжительность жизни сперматозоидов можно весьма значительно продлить путем замораживания при очень низких температурах.

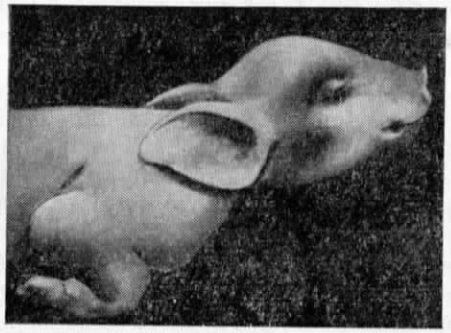
Возможно, что в дальнейшем мы сделаем еще один шаг вперед и научимся контролировать пол потомства. Р. Е. Линдал с известным успехом дифференцировал путем центрифугирования сперматозоиды с X- и Y-хромосомами. Искусственно осеменяя коров подобной центрифугированной спермой, он сумел в известной мере влиять на соотношение полов у потомства. Это связано с тем, что у крупного рогатого скота X-хромосома крупнее, чем Y-хромосома; поэтому путем центрифугирования можно повысить содержание в сперме тяжелых сперматозоидов с X-хромосомой, дающих самок.

Наследование экстерьерных признаков. Летальные факторы

Генетические исследования имели большое значение для разведения животных не только потому, что они выяснили различие между индивидуальными особенностями животного и его племенными качествами, но и потому, что они выяснили ряд других важных вопросов. В течение первых десятилетий XX в. проводилось интенсивное изучение наследования многих экстерьерных различий: масти, волосяного покрова, рогатости и т. п. Одновременно было установлено, какие из этих признаков сцеплены с полом, а какие наследуются через аутосомы. Роль генотипа животных в отношении подобных признаков представляет большой интерес, а подчас имеет хозяйственное значение.

Ярким примером, подтверждающим этот вывод, служат созданные недавно мутантные типы норки и лисицы, имеющие различную окраску меха. Чем лучше известен генотип животных в подобных случаях, тем легче предсказать, каков будет тип потомства.

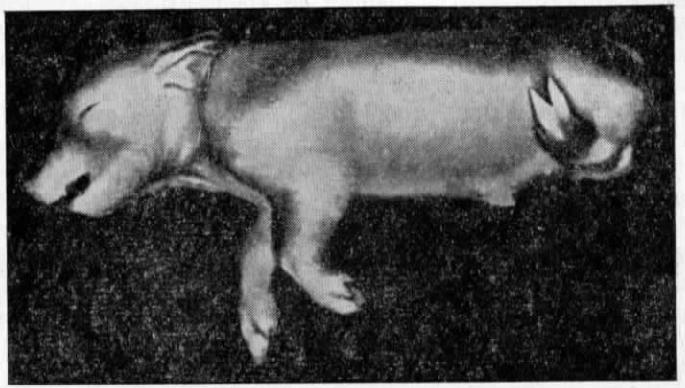
Еще большее значение имеет освещение вопроса о летальных факторах у домашних животных. Это относится, в частности,



Фиг. 213. Аномалия конечности у свиньи, обусловленная гомозиготностью по рецессивному гену с летальным действием.

к крупному рогатому скоту, у которого установлено наличие значительного числа разных летальных факторов, обладающих каждый своим специфическим воздействием (см. стр. 369—371 и фиг. 146 и 147). После введения в практику скотоводства искусственного осеменения стало необходимым проверять, чтобы выдающийся по другим качествам бык не оказался гетерозиготным по какому-нибудь летальному фактору, так как в этом случае он передал бы этот фактор половине своих потомков. Лучшим способом подобной проверки служит скрещивание проверяемого быка с 20 его дочерьми. Если бык гетерозиготен по какому-то летальному фактору, то он передает этот фактор в среднем половине своих дочерей, а при каждом скрещивании между двумя гетерозиготами *Aa* шансы на выщепление рецессивных животных *aa*, обусловленных воздействием летального фактора, равны 25%. Поэтому, если при скрещивании быка с его дочерьми рождается один или несколько уродливых нежизнеспособных телят, то можно утверждать, что данный бык является носителем летального гена. Если же все телята рождаются нормальными и число телят достаточно велико, то это означает, что данный бык не несет летальных факторов. У крупного рогатого скота для проведения подобной проверки требуется довольно длительное время, поэтому ее легче применять, например, у свиней, у которых репродукция

идет быстрее и при каждом опоросе получается большой помет. Кроме того, установлено, что у свиней часто наблюдаются различные летальные факторы (фиг. 213 и 214). Помимо изображенных на этих фигурах случаев, следует упомянуть о так называемых косолапых поросятах у шведских ландрасов. Животные,



Фиг. 214. Рецессивный летальный ген с плейотропным действием, вызывающий у свиньи расщепление ушей и уродливость конечностей.

гомозиготные по этому гену, имеют неправильное строение конечностей, а также патологические изменения кожи и легких. Этот ген сублетален и лишь немногие из гомозиготных по нему животных гибнут не сразу после рождения, а спустя несколько недель или месяцев.

Количественные признаки. Инбридинг и скрещивание

Вскоре после того как Нильссон-Эле показал, что у растений количественные признаки наследуются в соответствии с менделевскими законами, но обычно бывают обусловлены многими полимерными генами, аналогичный тип наследования был установлен и для животных. Первые случаи полимерного наследования были обнаружены у кроликов и мышей. Аналогичным образом наследуются и такие хозяйственно важные особенности домашних животных, как живой вес, величина удоя, содержание жира в молоке, яйценоскость и т. п.

Характер наследования полимерных факторов имеет большое значение для понимания явлений депрессии при инбридинге и эффекта скрещивания. Последствия инбридинга у животных

изучали в специальных опытах, проводимых, например, на крысах, морских свинках и курах, а также по результатам обычной практики разведения животных, нередко использующей ту или иную степень инбридинга. Результаты фундаментальных исследований явлений, связанных с инбридингом у животных, в общем совпали с результатами подобных исследований у растений, т. е. было установлено снижение (в среднем) жизнеспособности и плодовитости и одновременно с этим четкая дифференциация материала на ряд инбредных линий, отличающихся друг от друга по различным особенностям.

У крыс и мышей оказалось возможным путем строгого отбора получить вполне жизнеспособные инбредные линии, у которых отсутствовали какие бы то ни было отрицательные последствия инбридинга. Некоторые из этих линий оказались лучше, чем неинбридированный контроль. У крупного рогатого скота при помощи умеренного инбридинга удалось создать ряд пород и отродий, характеризующихся определенными особенностями. Этот инбридинг сопровождался постоянным строгим отбором, что, возможно, и явилось главной причиной отсутствия явных признаков вырождения у данных пород и линий.

Возможно, что известную роль в этом играло то обстоятельство, что у млекопитающих имеется довольно много хромосом (у крупного рогатого скота $2n = 60$). Поэтому сцепление между «хорошими» и «плохими» генами у них сказывается в меньшей степени, чем у растений с меньшим числом хромосом (например, рожь, имеющая 14, или кукуруза, имеющая 20 хромосом). Как мы объяснили раньше (стр. 363), подобное сцепление препятствует возникновению особей и инбредных линий, в которых были бы собраны одни лишь благоприятные гены при полном отсутствии генов, дающих отрицательный эффект.

Положительным следствием применения у домашних животных умеренного, но длительного инбридинга является достижение хорошей константности, что позволяет скорее выявить особенности инбредной линии, чем неинбредной популяции. Бóльшая гомогенность инбредных животных проявляется также и тогда, когда они используются для размножения. Благодаря своей относительно более высокой гомозиготности подобные животные лучше передают свои свойства потомству, чем животные с высокой гетерозиготностью. Очевидно, однако, что животные, полученные путем инбридинга и селекции, не всегда вполне хороши для непосредственного использования. Часто у инбредных линий широко распространено бесплодие, тогда как скрещивание животных, принадлежащих к разным породам или линиям, обычно дает хорошие результаты. Положительные результаты «прилития свежей крови» хорошо известны издавна. В Англии инбридирование

домашних животных началось в середине XVIII в. Пионером этого был Роберт Беквелл, который обнаружил, что у крупного рогатого скота и овец легче закреплять желательные особенности при подборе родственных между собой отселектированных животных. Вскоре, однако, было подмечено, что инбридинг приводил и к вредным последствиям в виде ослабления конституциональной крепости, уменьшения плодовитости и проявления специфических аномалий. С этим можно было бороться, приливая время от времени свежую кровь, т. е. скрещивая с неродственными животными. Дарвин считал это проявлением великого закона природы и знал по собственным опытам, что растения также выигрывают при скрещивании и страдают при инбридинге.

В гл. XXIV мы рассказали о точных опытах по изучению результатов инбридинга и скрещивания, уделив особое внимание результатам, полученным на кукурузе. В связи с этим представляет интерес обзор некоторых новых данных о результатах скрещивания между инбредными животными.

В опытах, проведенных американским исследователем С. Райтом, скрещивали между собой инбредные линии морских свинок. У животных F_1 устойчивость к заболеванию туберкулезом повысилась в среднем на 20%, вес молодняка в период между рождением и отъемом повысился на 16%, число детенышей в помете увеличилось на 10%, а величина взрослых особей возросла на 12%. В то же время число мертворожденных уменьшилось на 7%, падеж в период между рождением и отъемом уменьшился на 11%, а продолжительность интервала между пометами уменьшилась на 30%. Общий результат всех этих данных сводится к тому, что животные F_1 по жизнеспособности почти на 80% превосходили своих инбредных родителей.

Скрещивание инбредных линий кур также дало значительное увеличение конституциональной крепости. В одном из таких опытов выводимость цыплят увеличилась вдвое, а падеж цыплят уменьшился на одну треть. Более того, куры F_1 начинали кладку яиц раньше и яйценоскость у них повысилась по сравнению с исходными линиями. Скрещивание инбредных линий кур и возникающий при этом гетерозис используются и для повышения мясной продуктивности. Особенно хорошие результаты дало применение этого метода разведения в США при производстве бройлеров. При скрещивании инбредных линий свиней жизнеспособность потомства явно возросла, число поросят в помете увеличилось, отход поросят уменьшился, а рост их усилился.

Свежие данные по этому вопросу можно почерпнуть, например, из отчетов опытной станции штата Айова (США), где работает известный генетик животных Лэш. В одном опыте, продолжавшемся в течение 18 лет, у свиней польско-китайской породы проводили

умеренный инбридинг в сочетании с отбором. Результатом явилась дифференциация инбредных линий, различающихся некоторыми специфическими особенностями, и некоторая депрессия, выражавшаяся в уменьшении числа поросят в помете и уменьшении величины животных. Скрещивание между двумя такими линиями дало животных F_1, которые имели такую же жизнеспособность и продуктивность, как и исходная популяция. Скрещивание животных F_1 с третьей инбредной линией дало еще более хорошие результаты в виде увеличения численности поросят в помете.

В другой серии опытов скрещивали свиней разных пород, у которых не были предварительно созданы инбредные линии. В этих опытах применяли так называемое двойное *спаривание*, т. е. матку польско-китайской породы спаривали сначала с хряком породы дюрок-джерзей и сейчас же вслед за этим — с хряком той же породы, что и матка, т. е. польско-китайской. В других опытах матку спаривали с хряками двух пород в обратном порядке. И в тех, и в других опытах часть поросят была чистопородными польско-китайскими, а часть представляла собой межпородных помесей F_1. Этих помесных поросят F_1 можно было легко отличить по внешнему виду от чистопородных польско-китайских.

Поскольку оба типа поросят от этих скрещиваний росли в период подсоса в совершенно одинаковых условиях, можно было провести точное сравнение чистопородных поросят с межпородными помесями. Данные этого сравнения убедительно свидетельствуют о превосходстве последних. Межпородные помеси F_1 были более жизнеспособными, более скороспелыми, отход среди них был меньше, а мясная продукция выше, чем у чистопородных польско-китайских животных.

Еще более хорошие результаты были достигнуты при скрещивании межпородных помесных маток F_1 с хряками третьей породы. Аналогичные опыты были проведены опытной станцией штата Миннесота. В этих опытах были использованы те же породы свиней, что и на Айовской опытной станции (польско-китайская и дюрок-джерзей), а кроме того, еще и честерская белая. Результаты этих опытов представлены в табл. 11.

Поросята F_1 при рождении весили чуть больше, чем их родители, но во всем остальном они явно превосходили их. Так, например, вес одного помета ко времени отъема у F_1 был равен 88,2 *кг*, тогда как у их родителей он был равен всего 69,8 *кг*. Еще более высокие показатели были получены при скрещивании маток F_1 с хряками третьей породы. В этом случае вес помета при отъеме составлял не менее 114,3 *кг*, что на 64% больше, чем у чистопородных пометов.

Эти цифры сильно напоминают нам данные, полученные при межлинейном скрещивании у кукурузы, а трехпородное скрещивание у свиней, когда три разные породы комбинируются между собой, можно сравнить с методом получения двойных гибридов у кукурузы (стр. 365). В обоих этих случаях дело сводится к получению для непосредственного хозяйственного использования особей, у которых выражен эффект гетерозиса, обусловленный взаимодействием генов, полученных от трех или четырех разных пород или инбредных линий. Основываясь на результатах, полученных на кукурузе, животноводы США все в большей мере применяют межпородное скрещивание для получения хороших пользовательных животных.

Таблица 11

Различия, наблюдаемые при разных скрещиваниях свиней

Материал	Число маток	Среднее число поросят на один помет	Среднее число мертворожденных на один помет	Средний вес поросят при рождении, кг	Среднее число поросят на один помет ко времени отъема	Средний вес поросят одного помета при отъеме, кг
Чистопородные	76	9,41	1,15	1,15	5,54	69,8
Пометы F_1	45	9,78	0,56	1,17	5,95	88,2
Трехпородные помеси	24	10,21	0,33	1,16	7,71	114,3
Возвратные скрещивания	16	8,44	0,31	1,31	6,25	101,3

Следует, однако, подчеркнуть, что межлинейное скрещивание не всегда и не с абсолютной точностью дает положительные результаты. Прежде всего гетерозисный эффект получается не при всех межпородных скрещиваниях, а кроме того, такой эффект не всегда желателен. Например, при некоторых межпородных скрещиваниях свиней увеличение живого веса связано главным образом с сильным повышением жирности бекона, что не соответствует современным требованиям.

В английском животноводстве, однако, межпородное скрещивание используют очень широко не только в свиноводстве, но и в скотоводстве и овцеводстве. Так, путем скрещивания между шортгорнами и абердин-ангусами получают великолепный мясной скот, а в овцеводстве маток мелких горных пород скрещивают с баранами крупных длинношерстных и короткошерстных пород для получения забиваемых в раннем возрасте скороспелых ягнят, дающих высококачественную молодую баранину.

В шведском животноводстве известны отдельные примеры получения благоприятных результатов при межпородном скре-

щивании, однако оно пока еще не нашло широкого признания в этой стране. Причина этого заключается, по-видимому, в нежелании заводчиков рисковать засвидетельствованной в племенных книгах драгоценной чистопородностью своих животных, скрещивая их с другими породами. При разведении крупных домашних животных ценность каждого животного настолько велика, что метод, теоретически наиболее рациональный, с трудом внедряется в практику. Опыт других стран, однако, решительно говорит о том, что эффект гетерозиса следует использовать в большей мере, чем это делается теперь, и что ежегодно мы несем большие убытки из-за преувеличенной осторожности, допускающей лишь чистопородное разведение или же скрещивание отродий или линий только в пределах одной породы.

Гетерозис можно использовать для постоянного получения животных F_1 не на племя, а на мясо. Применение подобного метода очень выгодно в птицеводстве. В других отраслях животноводства более целесообразно, возможно, применение так называемого *переменного скрещивания.* Суть этого метода заключается в том, что помесные матки используются для дальнейшей репродукции, но с ними поочередно в ряду поколений скрещивают производителей двух или более разных пород. В этом случае всегда будет обеспечено хорошо выраженное генетическое различие между скрещиваемыми животными, что вызовет гетерозис у их потомства.

Из книги: Хатт Ф. Генетика животных.
1969г

12

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

До сих пор мы касались преимущественно наследственных признаков, обусловленных одиночными генами или парой генов, либо простым взаимодействием двух пар аллелей. Так, у крупного рогатого скота это было наличие или отсутствие рогов, у кур — тип гребня (розовидный, гороховидный, ореховидный или простой). В случае действия летального гена гомозиготы по одному из аллелей оказывались жизнеспособными, а гомозиготы по другому — гибли. В случае же неполного доминирования одна пара генов могла обусловить появление трех фенотипов, каждый из которых отличался от двух остальных.

Во всех этих случаях мы встречались с прерывистой изменчивостью, т. е. это значит, что все фенотипы, за немногими исключениями, можно было отнести к одному из двух, а в случае неполного доминирования — к одному из трех классов. В некоторых случаях степень проявления признака обусловливается действием нескольких множественных аллелей, как, например, при определении оттенков цвета глаз (от красного до белого) у дрозофилы. Однако и в таких случаях опытный специалист может дифференцировать эти оттенки, а знание генотипов родителей поможет ему классифицировать их потомство по тем классам, получение которых ожидается при различных типах скрещивания родителей. Точно так же опытный животновод мог бы (за немногими исключениями) рассортировать своих кроликов на группы, различающиеся по оттенкам окраски меха — темная, средняя или светлая шиншилла, хотя неопытному глазу казалось бы, что окраска меха этих кроликов представляет непрерывный ряд вариаций от светлой до темной.

НЕПРЕРЫВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В настоящей главе мы коснемся таких признаков, у которых в отличие от рассмотренных нами ранее, индивидуальные различия в степени их проявления выражены слабо (подчас они даже незаметны), но в целом эти различия представляют собой непрерывный ряд от самого слабого до самого сильного их проявления. Хорошим примером этого является рост человека. Так, в группе учащихся крайние различия по этому признаку могут достигать 42 см и более, но если исключить крайние значения, то разница в росте между двумя индивидуумами может быть столь незначительна, что обнаружить ее можно лишь путем специального измерения. Можно установить несколько классов роста для такой популяции, но подобная дифференциация будет совершенно произвольной. Например, можно отнести всех индивидов ниже 166 см в один класс, а всех выше 166 см — в другой. Можно в основу такого деления положить разницу в 2,5 см, и тогда число классов будет 17. В последнем случае потребовалось бы измерить рост каждого студента.

Наследственные признаки, такие, как рост у человека, вес у человека и домашних животных и ряд других, о которых пойдет речь дальше, относят к так называемым непрерывно варьирующим признакам, потому что индивидуальные различия по степени их проявления на достаточно большой группе особей можно выявить лишь путем измерения или взвешивания. Подобные признаки получили название количественных, в связи с тем что различия между отдельными особями по этим признакам представляют собой количественные различия в степени проявления у них данного признака.

Исходя из этого, мы можем провести разграничение между количественными и качественными наследственными признаками. Так, качественными мы будем считать такие признаки, изменчивость которых зависит от наличия или отсутствия известного качества (или особенности), но не от степени его проявления. Например, различие в масти у крупного рогатого скота (черной и красной) является различием по качественному признаку, но различия по интенсивности каждой из этих мастей, по величине животных, их скороспелости, молочности и содержания жира в молоке являются количественными признаками.

Вообще количественная изменчивость наблюдается в отношении таких признаков, как величина, экстерьер, продуктивность, сила, жизнеспособность. Поэтому некоторые ученые придают главное значение количественным признакам, а качественные признаки — различия в масти и незначительные морфологические различия, часто обусловленные одиночными генами, относят на второй план. Подобное разграничение ничем не оправдано: жертва гемофилии отнюдь не будет считать свое заболевание чем-то второстепенным, а многие одиночные гены в гомозиготном состоянии дают летальный эффект.

У домашних кур имеется довольно большое число количественных признаков, на примере которых можно проследить характер их наследования. К числу таких признаков относятся: скорость роста, возраст начала яйцекладки, яйценоскость, вес яйца, толщина и окраска яичной скорлупы, живой вес, устойчивость к заболеваниям и др.

Если у особей определенной популяции провести индивидуальные измерения какого-либо количественного признака, а затем распределить по классам так, чтобы интервалы между средними значениями классов были одинаковыми, то мы получим такое распределение, при котором частота каждого класса будет более или менее близко совпадать с так называемой нормальной кривой распределения. При недостаточно большой величине популяции кривая распределения в какой-то мере отклоняется от нормальной. Если на одной стороне кривой наблюдается бо́льшая по сравнению с другой стороной концентрация аберрантных (отклоняющихся от нормы) особей, возникает асимметричная кривая. Однако при условии нормальной изменчивости признака и большого числа измерений получают кривую, близкую к нормальной, что означает, что число особей с проявлением признака, отклоняющимся от среднего в ту и другую сторону, одинаково и частоты всех классов примерно совпадают с той, которая ожидается при нормальном распределении.

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

В то время как прерывистые различия (если они обусловлены генетически) при скрещивании обнаруживают тенденцию к расщеплению в последующих поколениях в определенных соотношениях, у количественных признаков эта тенденция отсутствует. При скрещиваниях крупных особей с мелкими, высокопродуктивных с низкопродуктивными, скороспелых с позднеспелыми и т. п. обычно получают

относительно однородную популяцию F_1, промежуточную по сравнению с исходными типами, но не обязательно строго среднюю между ними. Кривая изменчивости признака у особей F_1 может перекрывать кривую изменчивости этого признака у одной, а нередко и у обеих родительских форм. Более того, такое промежуточное наследование ожидается лишь в том случае, когда родительские формы являются типичными представителями пород или линий, генетически совершенно различных в отношении данного признака. Не надо думать, что при скрещиваниях отдельных особей всегда будет наблюдаться типичная картина промежуточного наследования количественного признака, потому что одна, а то и обе эти скрещиваемые особи могут быть нетипичными представителями своих пород или линий.

Каким же будет проявление количественного признака в F_2, полученном от разведения «в себе» особей F_1? Обычно среднее проявление такого признака в F_2 аналогично проявлению его в F_1, но изменчивость его значительно больше, чем в F_1 и у исходных форм P_1. В F_2 могут даже наблюдаться особи с такими крайними отклонениями, какие отсутствовали у исходных форм.

В первое десятилетие текущего века, когда биологи усердно подгоняли изменчивость разных признаков у животных и растений к рамкам менделевского отношения 3 : 1, было очень трудно объяснить, почему изменчивость таких признаков, как величина или продуктивность, не укладывается в эти простые закономерности. Отсутствие четкого расщепления по указанным признакам (тогда еще не носивших названия количественных) привело одно время к представлению, что промежуточная наследственность, как назвали этот тип наследования, не подчиняется законам Менделя и что она обусловлена каким-то иным, пока еще неизвестным нам механизмом. Вскрыть причины этого явления суждено было шведскому ботанику Нильсону-Эле, который примерно в 1910 г. сумел показать, что промежуточное наследование представляет собой в конечном итоге результат того же механизма наследственной передачи, который обусловливает получение менделевских отношений.

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ В ОТНОШЕНИИ ТЕРМИНОЛОГИИ

Любознательным студентам, которым захочется проверить по другим учебникам, правильно ли излагает факты автор данной книги, рекомендуется обратить внимание на следующее. Некоторые генетики вместо терминов «количественные признаки» и «наследование количественных признаков» пользуются терминами «полигенные признаки» и «полигенное наследование». Статистики говорят о метрических признаках, обусловленных аддитивными генами, а некоторые генетики о полимерии и полимерных генах. В ту эпоху, когда о генах говорили еще неопределенно как о факторах, определяющих наследственность, считалось, что промежуточная наследственность обусловлена кумулятивным (суммарным) действием множественных факторов, каждый из которых дает свой эффект, а совокупное действие всех этих факторов определяет направление развития мультифакторного признака. В течение многих лет считалось, что проявление такого признака зависит от мультифакторного наследования.

Если кому-либо из студентов встретятся в книгах других авторов некоторые из приведенных мной выше терминов, он должен вспомнить, что эта несколько иная терминология должна давать не только такое же, но в чем-то иное, быть может, более правильное, чем в данной книге, представление о сущности характеризуемых ею явлений. Возможно, что некоторые из современных терминов являются по существу лишь синонимами прежних.

Все же надо иметь в виду, что сейчас мы знаем о генах больше, чем 50 лет тому назад, поэтому такой термин, как «полигенный», т. е. обусловленный многими генами, следует, как мне кажется, предпочесть всем другим. Тем же генетикам, которые заинтересованы в конечной продуктивности животных больше, чем в исходных причинах ее различий, быть может, легче думать, как, например, автору данной книги, о наследственных количественных различиях в способности продуцировать мясо, молоко, яйца или шерсть.

МЕНДЕЛЕВСКАЯ ОСНОВА НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Нильсон-Эле, изучая результаты различных скрещиваний между краснозерными и белозерными пшеницами, пришел к выводу, что в большинстве случаев F_1 было промежуточным между исходными формами. Но в то время как в результате одних скрещиваний отношение краснозерных растений к белозерным в F_2 было типа 3 : 1, в других скрещиваниях получались отношения 15 : 1, а в некоторых даже 63 : 1. Это привело к открытию, что красный цвет зерен может быть обусловлен одной, двумя или тремя независимыми парами генов. Обусловливают эту окраску доминантные аллели этих пар генов, причем действие каждого из них примерно одинаково и кумулятивно. Рецессивные аллели каждой пары не оказывают влияния на окраску, поэтому простые, двойные или тройные рецессивы все в одинаковой мере дают белые зерна. В пределах одной пары аллелей доминирование неполное, вследствие чего гомозиготы по доминантному аллелю имеют зерна более интенсивного красного цвета, чем гетерозиготы.

Чтобы лучше понять, как влияют подобные гены на окраску зерен пшеницы, рассмотрим результаты, получаемые в F_2 от скрещивания двух исходных форм, краснозерной и белозерной. Допустим для простоты, что различия в окраске зерен этих исходных форм обусловлены только двумя парами генов. Обозначим их как $A—a$ и $B—b$. Результаты такого скрещивания представлены ниже.

Родительские формы: Темно-красная × белозерная
Их генотипы: (*AA BB*) (*aa bb*)
Количество генов, вызывающих краснозерность: 4
Первое поколение (F_1): (*Aa Bb*)
Количество генов, вызывающих краснозерность: 2
Фенотип: Средняя интенсивность проявления краснозерности

Генотипы, получаемые в F_2	Численность растений данного генотипа	Число генов, обусловливающих краснозерность	Фенотипы
AA BB	1	4	Темно-красные
AA Bb	2	3	Темно-средне-красные
Aa BB	2	3	Темно-средне-красные
Aa Bb	4	2	Средне-красные
AA bb	1	2	Средне-красные
Aa bb	2	1	Бледно-красные
aa BB	1	2	Средне-красные
aa Bb	2	1	Бледно-красные
aa bb	1	0	Белые

Оттенки окраски зерен у растений F_2 и их соотношение: 1 (темно-красный): 4 (несколько светлее темно-красного): 6 (средне-красные): 4 (бледно-красные): 1 (белый).

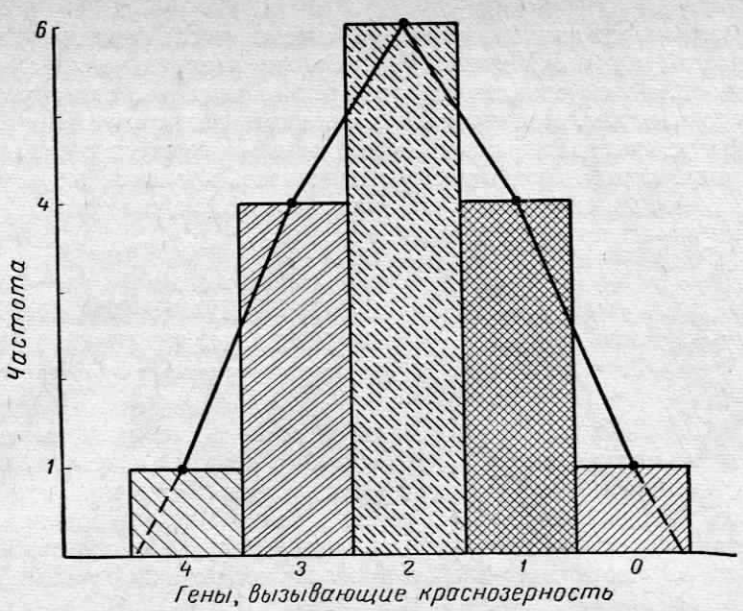


Рис. 87. Гистограмма, показывающая ожидаемую частоту особей, несущих 0, 1, 2, 3 и 4 гена некоего количественного признака (в данном случае красной окраски зерен пшеницы) в F_2 от скрещивания двух крайних исходных форм $AA\ BB \times aa\ bb$.

При дигибридном скрещивании, результаты которого здесь представлены, в F_2 получаются те же возможные комбинации двух пар генов, о которых мы уже говорили в главе 4. Различие заключается в том, что в предыдущих случаях независимое проявление двух пар аллелей имело следствием получение фенотипического отношения 9 : 3 : 3 : 1. В рассматриваемом же случае подобная независимость проявления отсутствует, так как действие генов, обусловливающих красный цвет зерен, кумулируется (суммируется). Поэтому не только у гомозигот по каждой паре аллелей, но у тех растений, которые обладают тремя или четырьмя аллелями, вызывающими краснозерность, проявление ее выражено пропорционально сильнее, чем у гетерозигот. В результате вся популяция растений F_2 представляет собой совокупность пяти разных классов, четыре из которых отличаются разной степенью краснозерности, а пятый — белозерный.

Вместо того чтобы выписывать частоту особей каждого из этих пяти классов, как это было сделано выше, мы можем выразить эти частоты графически в виде гистограммы (рис. 87). Соединив средние точки верхушек пяти столбиков этой гистограммы, мы получим нормальную кривую распределения. Эта кривая имеет более правильную форму, чем те, какие в среднем типичны для распределения количественных признаков в неотселекционированных популяциях. Фактически «кривая», изображенная на рисунке 87, более похожа на треугольник, но она неизбежно будет иметь такой вид, если популяция состоит всего из пяти классов. Мы выбрали такую ситуацию потому, что хотели объяснить кумулятивное действие полигенов на простейшем из возможных примеров.

При наличии пяти классов окраски нетрудно рассортировать все красные или красноватые зерна по четырем классам, отличающимся от класса белозерных. Поэтому можно было бы сказать, что и в данном случае мы имеем дело с прерывистой изменчивостью. Но если бы мы взяли для иллюстрации пример наследования количественного признака, обусловленного не двумя, а тремя парами полигенов, то F_2 состояло бы уже не из пяти, а из семи разных по фенотипу классов, шесть из которых отличались бы по интенсивности красной окраски зерен. Сортировка зерен по этим шести классам была бы

уже труднее. В конце концов по мере увеличения числа генов, влияющих на количественный признак, точное визуальное разграничение фенотипов, очень сходных, но обусловленных разными генотипами, становится практически невозможным. Изменчивость становится непрерывной, и различия между особями, принадлежащими к одной какой-либо части длинного вариационного ряда, охватывающего всю изменчивость проявления количественного признака от минимального до максимального, можно установить лишь при помощи определенных точных измерений.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛА ГЕНОВ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИХ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

В рассмотренном нами выше примере результаты, полученные в F_2, объяснялись тем, что здесь наблюдалось одинаковое кумулятивное действие двух пар генов. Если признак обусловлен лишь одной парой генов при условии неполного доминирования, то в F_2 возникают три фенотипических класса, а минимальное число особей, необходимое для осуществления всех возможных комбинаций аллелей, равно четырем.

При наличии трех пар генов с одинаковым кумулятивным действием на некий количественный признак ситуация усложняется, но мы еще можем выписать все комбинации аллелей, которые ожидают получить в F_2 от тригибридных родителей. Каждый из них может образовывать гаметы трех сортов, поэтому число возможных комбинаций этих гамет равно 64. Если выписать, а затем подсчитать число комбинаций с шестью доминантными или шестью рецессивными аллелями, а также число всех остальных комбинаций, занимающих промежуток между этими двумя крайними, то получится семь фенотипических классов, частота которых будет:

$$1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1.$$

В этих цифрах мы узнаем коэффициенты членов разложенного бинома $(a+b)^6$, или

$$a^6 + 6a^5b + 15a^4b^2 + 20a^3b^3 + 15a^2b^4 + 6ab^5 + b^6.$$

Таким образом, в F_2 число особей, имеющих все шесть кумулятивных генов, обусловливающих данный признак, равно числу особей, у которых этот признак отсутствует: тех и других получается по 1 из 64. Иными словами, надо иметь популяцию, состоящую не менее чем из 64 особей, чтобы получить все возможные комбинации и выявить оба крайних проявления взятого нами в качестве примера признака. Вероятность получения других градаций проявления данного признака (т. е. других комбинаций доминантных и рецессивных генов) определяется коэффициентами других членов разложенного бинома.

После рассмотрения нами этих простых примеров мы можем перейти к таблице 22, где приведена общая формула (выведенная на основе расчетов с одной, двумя и тремя парами аллелей), которой можно воспользоваться для определения числа вариаций проявления данного признака при любом числе (n) генов или пар генов, оказывающих равное кумулятивное воздействие на какой-либо количественный признак, и размаха изменчивости между крайними его вариантами в популяции F_2.

Некоторые авторы на основе этих расчетов пытались определить число пар генов, влияющих на различные количественные признаки. Если при скрещивании форм с крайними проявлениями признака мы будем в F_2 регулярно получать аналогичные крайние проявления его у одной особи из 16, то из этого можно сделать вывод, что данный признак обусловлен двумя парами генов. Подобные рассуждения могут быть обоснованными и в тех

случаях, когда признак обусловлен тремя или четырьмя парами генов. Однако если признак обусловлен более чем четырьмя парами генов, то, как видно из таблицы 22, для обнаружения крайних комбинаций аллелей нужно столь многочисленное F_2, что получить его у животных крупнее дрозофилы практически невозможно.

Но не стоит огорчаться этим. Нельзя быть уверенным в том, что все количественные признаки зависят, подобно окраске зерен пшеницы в опытах Нильсона-Эле, от генов, оказывающих совершенно одинаковое и кумулятивное действие. В ряде случаев может иметь место эпистаз. Некоторые гены могут быть сцеплены между собой, и тогда определенные комбинации будут оказывать непропорциональный эффект. Кроме того, для практической селекции по количественным признакам безразлично, будет ли подобный признак обусловлен 8 или 100 локусами. В любом из этих случаев животновод должен будет идти к намеченной цели, пользуясь лучшими из доступных ему методов селекции.

ТАБЛИЦА 22

Теоретически ожидаемые показатели изменчивости в популяции F_2 при обусловленности количественного признака парами аллелей с равным кумулятивным эффектом

Число пар аллелей	Минимальная численность особей в F_2, необходимая для получения всех комбинаций аллелей	Число фенотипических классов	Вероятность получения одной из крайних вариаций признака
1	4	3	1 из 4
2	16	5	1 из 16
3	64	7	1 из 64
4	256	9	1 из 256
. . .	. . .	. . .	. . .
. . .	. . .	. . .	. . .
. . .	. . .	. . .	. . .
. . .	. . .	. . .	. . .
n	4^n	$2n+1$	1 из 4^n
. . .	. . .	. . .	. . .
. . .	. . .	. . .	. . .
. . .	. . .	. . .	. . .
8	4^8	17	1 из 65 536

ТРАНСГРЕССИВНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Иногда в F_2, полученном от скрещивания родителей, отличающихся по какому-либо количественному признаку, обнаруживают несколько исключительных особей, перекрывающих пределы варьирования этого признака у обоих родительских типов. Например, если родители отличались по величине, то их исключительные потомки могут быть мельче, чем меньший, или крупнее, чем более крупный из родителей. Если совершенно очевидно, что подобные случаи не обусловлены воздействием факторов среды, которое на одном поколении может сказаться сильнее, чем на других, то говорят о трансгрессивном наследовании.

Иногда крайние отклонения такого рода в действительности не являются такими исключительными, как это кажется с первого взгляда. Так, один из родителей, выбранный в качестве представителя крупной расы на самом деле мог быть по своему фенотипу далеко не лучшим ее представителем. Его фактическая величина могла быть значительно ниже потенции его генотипа. Такой родитель может легко передать своему потомку больше генов, обусловливающих величину, чем на это можно было бы рассчитывать по его фенотипу, поэтому не удивительно, что некоторые из потомков F_2 превзойдут его.

В других случаях трансгрессивное наследование может быть следствием того, что один из родителей передает потомству гены какого-то признака,

которых нет у родителя, отличающегося более сильным его проявлением. Так, например, если бы, кроме генов A—a и B—b, вызывающих краснозерность у пшеницы, была еще одна пара аллелей C—c, оказывающая такое же воздействие, как две первые, то скрещивание темно-краснозерной и бледно-краснозерной пшениц могло бы повлечь за собой появление в F_2 отдельных растений еще более темно-краснозерных, чем темно-краснозерный родитель.

P_1: Темно-красные *AA BB cc* (4 гена краснозерности) × Бледно-красные *aa bb CC* (2 гена краснозерности)

F_1: *Aa Bb Cc* (3 гена краснозерности, поэтому F_1 несколько светлее темно-красного родителя)

F_2: 27 разных генотипов, в том числе:

AA BB CC, *AA BB Cc* — растения обоих этих генотипов имеют более темную краснозерность, чем темно-краснозерный родитель.

Точно так же мелкий кролик может привнести такие гены, влияющие на величину тела, которых нет у его более крупного партнера, и тогда в F_2 от подобного скрещивания некоторые экземпляры окажутся крупнее более крупной исходной формы.

СВЯЗЬ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ С СЕЛЕКЦИЕЙ

В предыдущих разделах много говорилось о том широком размахе изменчивости количественных признаков, который наблюдается у особей F_2, полученных от скрещиваний, где различия между исходными родителями были очень велики. Необходимо подчеркнуть, что подобная изменчивость может наблюдаться и в таких популяциях, которые не были получены в результате проведения специально для такой цели спланированных скрещиваний.

Например, допустим, что все коровы одного большого стада молочного скота или все голштино-фризы штата Нью-Йорк составляют одну большую популяцию. В такой популяции разница между самыми высокими и самыми низкими удоями будет очень велика. Ни один из животноводов, занимающихся разведением молочного скота, не будет ставить таких скрещиваний, чтобы в F_2 наряду с высокопродуктивными коровами получить и низкопродуктивных. Он отбирает на племя только те экземпляры, которые, как он надеется, могут дать высокопродуктивное потомство. Изменчивость, наблюдающаяся в его стаде или в других стадах этой же породы, достаточно велика, чтобы облегчить возможность такого отбора. Кривая, показывающая отклонение удоев отдельных коров от среднего удоя в большой популяции, очень близка к нормальной симметричной кривой.

Точно так же среди 2150 белых леггорнов, выведенных в 1961 г. автором в одном из его опытов, были такие, которые к достижению ими возраста 500 дней отложили по 290 яиц, тогда как другие к этому же возрасту откладывали менее 50 яиц. Эти куры отнюдь не были продуктом какого-либо скрещивания между высокопродуктивными и низкопродуктивными экземплярами. Все они происходили от скрещивания лучшего племенного материала, и спланированы эти скрещивания были так, чтобы обеспечить, насколько это зависело от нас, получение только высокопродуктивных, а отнюдь не низкопродуктивных несушек.

Различные методы отбора мы рассмотрим в одной из следующих глав. Сейчас же мы только укажем, что отбор в целях повышения молочности, яйценоскости или любого другого количественного признака — это в основ-

ном попытка животновода аккумулировать у потомства как можно больше генов, оказывающих положительное влияние на данный признак, или дающих лучший эффект, чем те, что были у родителей. Для этой цели используют выдающихся родителей, располагающихся в верхней части кривой данного признака. Предполагается, что они обладают теми генами, какие необходимы для достижения хороших результатов и к тому же в большем количестве, чем животные, продуктивность которых близка к средней для популяции или ниже ее. Большая часть потомков таких родителей должна быть так же щедро одарена природой, как и сами родители, а в случае удачи некоторые из них могут получить даже лучшие комбинации генов, чем те, что были у того или другого родителя. Это в известной мере напоминает трансгрессивное наследование.

У домашних животных пределы подобной селекции по большинству количественных признаков еще не достигнуты. Их даже нельзя точно определить. Это указывает на то, что количество генов, оказывающих влияние на эти признаки, далеко превышает три, четыре или пять пар аллелей. Если бы генетические различия по молочности и жирномолочности, яйценоскости и другим количественным признакам зависели лишь от немногих генов, то гомозиготность по этим генам давно была бы уже достигнута и дальнейшее повышение продуктивности зависело бы только от улучшения условий среды. Есть все основания полагать, что многие количественные признаки у домашних животных обусловлены по меньшей мере несколькими дюжинами, а скорее всего сотнями генов.

Селекция по количественным признакам усложняется тем, что изменчивость количественных признаков, как правило, больше, чем изменчивость качественных признаков, зависит от условий среды. Поэтому выявить генотипы животных в отношении количественных признаков не только путем экспертной оценки, но и путем точных измерений труднее, чем генотипы животных по таким признакам, как масть или другие признаки экстерьера. Только что выклюнувшегося цыпленка с простым гребнем, чисто белой доминантной окраской оперения и четырьмя пальцами можно немедленно отнести к генотипу *pp rr II po po*, и при таком генотипе точно известно, какие гены могут быть впоследствии переданы потомству. Но на вопрос о том, начнет ли этот цыпленок нестись в возрасте около 160 дней, обладает ли он генетически обусловленной устойчивостью к лейкозу и способностью отложить за год 250 яиц, можно дать ответ лишь при наличии соответствующих условий среды. Чтобы ответить на эти три вопроса, необходимо, чтобы условия среды обеспечивали возможность заражения лейкозом и достаточно продолжительный световой день (естественный или искусственный) к тому времени, когда курочка достигнет возраста пяти месяцев, и чтобы в дальнейшем ей были обеспечены соответствующие условия кормления, содержания и ухода, а также защита от болезней. Но даже если на все указанные вопросы будет дан положительный ответ, остается еще один, четвертый: в какой мере данная особь будет передавать потомству гены высокой продуктивности? Ответ на этот вопрос может дать только ее потомство.

ОДНОСТОРОННИЕ И БИМОДАЛЬНЫЕ КРИВЫЕ

Кривые распределения количественных признаков не всегда соответствуют нормальной симметричной кривой. Чаще всего причиной этого является, по-видимому, недостаточно большое число особей, что вызывает случайные отклонения численности некоторых классов. Односторонние кривые получаются в тех случаях, когда проявление количественного признака у ряда особей сильно отклоняется от среднего. Подобные отклонения иногда обусловлены каким-нибудь определенным фактором среды, но лишь данным, а не другим.

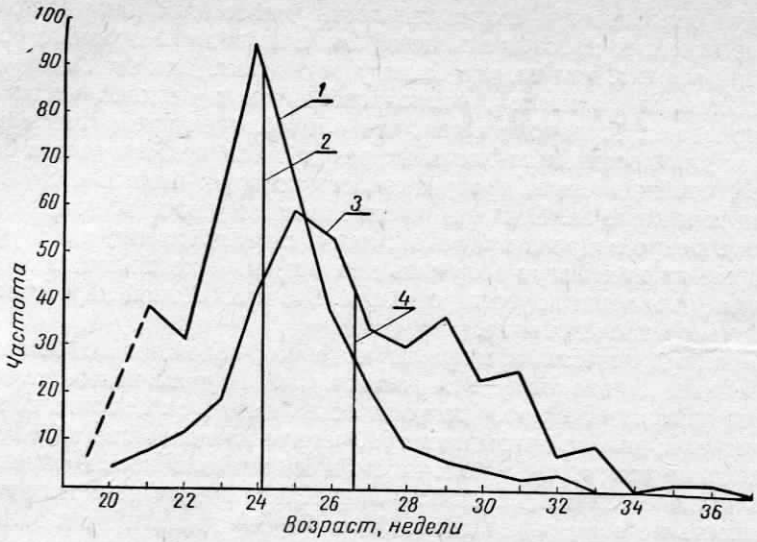


Рис. 88. Асимметричное распределение молодок породы белый леггорн по возрасту начала яйцекладки (вывода 20 апреля):
1 — вывода 9 марта; *2* — средний возраст 24,1 недели; *3* — вывода 20 апреля; *4* — средний возраст 26,6 недели.

Примером односторонней кривой может служить кривая возраста начала яйцекладки у леггорнов, выведенных в 1956 г. в Корнеллском университете (рис. 88). Возраст начала яйцекладки — типичный количественный признак. Несколько экспериментов показали, что путем соответствующей селекции можно создать линии, у которых средний возраст начала яйцекладки будет снижен или, наоборот, повышен. Но этот признак подвержен модификационной изменчивости, обусловленной факторами среды, и его проявление в значительной мере зависит от продолжительности светового дня, которым пользуются куры ко времени их половой зрелости или даже до этого.

Кривая распределения для 369 курочек, выведенных 9 марта, довольно симметрична, и модальный класс (т. е. наиболее часто встречающийся) близок к средней. Как видно из кривой, непропорционально много оказалось курочек наиболее скороспелого класса, со средним возрастом начала яйцекладки 21 неделя. Десять курочек из этой группы отложили первое яйцо уже в возрасте 144 дней, в первый же день их перевода в помещение для несушек. Очевидно, что некоторые курочки начали яйцекладку еще тогда, когда находились в цехе выращивания, в связи с чем в данном опыте не удалось выявить точный возраст начала яйцекладки у самых скороспелых курочек этого стада. Поэтому средний возраст начала яйцекладки для всех птиц стада, равный 24,1 недели, оказался несколько завышенным по сравнению с тем, который мог бы быть получен, если бы курочек перевели в помещение для несушек двумя неделями раньше.

Для 354 курочек, выведенных шестью неделями позже, средний возраст начала яйцекладки был на 2,5 недели выше. Этого и следовало ожидать, так как в период полового созревания этой группы курочек сказывалось воздействие укороченного светового дня. Форма кривой возраста начала яйцекладки указывает, что это воздействие вызвало у части птиц данной группы бо̀льшую, чем у других, задержку начала яйцекладки и что численность этих отставших птиц была достаточно велика для бо́льшего, чем у птиц, выведенных ранее, сдвига вправо модального класса и средней. Самые скороспелые молодки второй группы начали нестись на пять недель раньше несушек модального класса (25 недель), но наиболее отставшие занеслись лишь

11 неделями позже птиц модального класса. Такие односторонние кривые не редкость и для других количественных признаков.

Бимодальная кривая показывает, что то, что казалось одной группой особей, характеризующейся непрерывной изменчивостью какого-то признака, представляет собой в действительности две различные популяции, у которых изменчивость по данному признаку перекрывается. В нашем примере (рис. 89) это перекрывание выражено слабо и различие в средних между обеими кривыми столь велико, что не вызывает сомнений в существовании четко отличающихся друг от друга групп особей. Птицы, живой вес которых по достижении зрелого возраста представлен на данной кривой, все являются дочерьми одного петуха. Живой вес — типичный количественный признак. Обычно живой вес кур образует довольно симметричную мономодальную кривую. Но в данном случае петух был гетерозиготен по сцепленному с полом гену *dw*. Он полностью рецессивен, но у гемизиготных взрослых курочек снижает живой вес на 26—32%, а у гомозиготных взрослых петухов — почти на 43% (рис. 90). Поэтому дочери петуха, получившие ген *dw*, были настолько меньше своих полусестер по отцу, имевших нормальный аллель *Dw*, что перекрывание живого веса у этих групп было небольшим. (Птицы обеих групп происходили от тех же матерей.)

Если исключить основные эффекты аллелей *Dw* и *dw*, то кривые живого веса обеих групп кур представляют собой нормальную непрерывную изменчивость от самой мелкой до самой крупной птицы. Ген *dw* служит замечательным примером гена, оказывающего сильное воздействие на количественный признак, обычно подверженный преимущественно кумулятивному воздействию многих генов. Локализация этого гена в *X*-хромосоме указана на рисунке 83.

При двувершинности (бимодальности) кривых других количественных признаков перекрывание кривых двух групп, являющихся компонентами двувершинной, выражено обычно сильнее, чем в только что рассмотренном нами случае (см. рис. 89). Подобную двувершинную кривую можно было бы получить, например, измерив рост большой группы учащихся, состоящей из юношей и девушек. Показатели роста юношей группировались бы вокруг одной, а показатели роста девушек — вокруг другой средней, величина которой была бы на несколько сантиметров меньше, но кривые роста обеих этих групп перекрывались бы, образуя двувершинную кривую. Иногда неясно, не является ли двувершинность просто следствием случайных отклонений от сред-

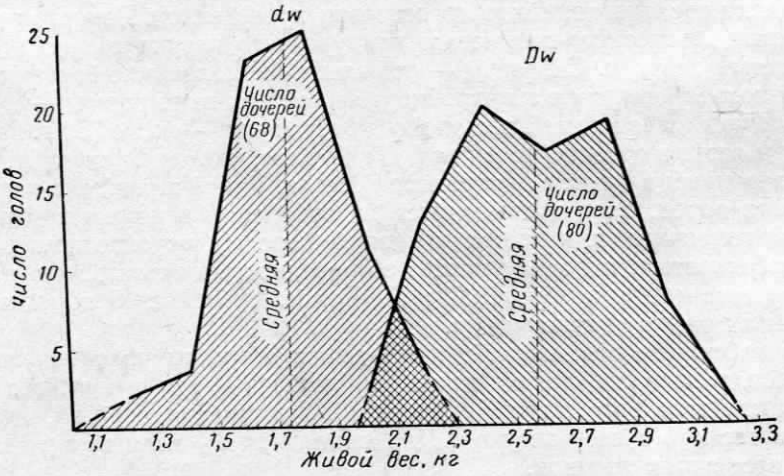


Рис. 89. Распределение взрослых дочерей одного и того же производителя по живому весу. Резко выраженное различие по этому признаку, отразившееся на форме бимодальной кривой, обусловлено действием одного гена, влияющего на величину птицы.

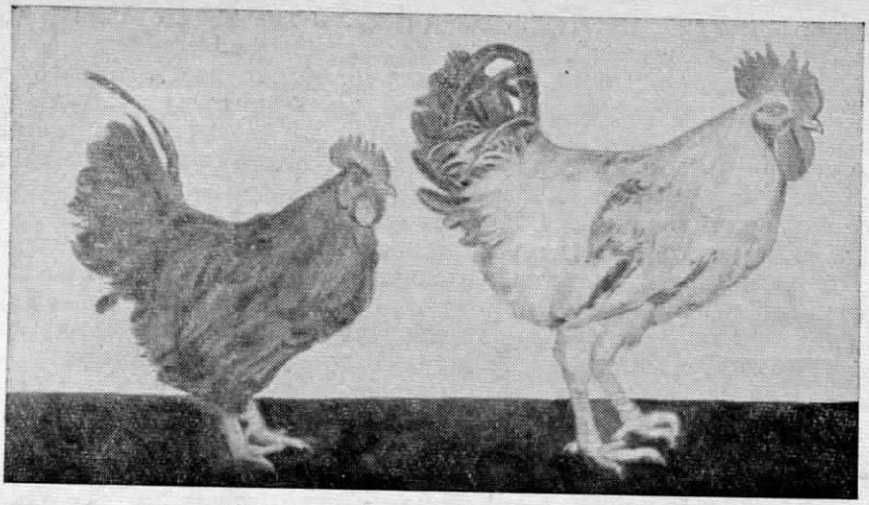


Рис. 90. Наследственная карликовость (*слева*), обусловленная одним геном, который оказывает сильное воздействие на признак, обычно относимый к числу количественных. На снимке представлены два брата (один с золотистой, а другой — с серебристой окраской оперения), которые вывелись в один и тот же день, но в возрасте 30 недель карликовый петух (*dw dw*) весил 1870, а его брат (*Dw dw*) 3200 г. (Из статьи Ф. Б. Хатта в *J. Heredity*.)

ней при сравнительно небольшом числе наблюдений. Гены, оказывающие сильное воздействие на количественные признаки, встречаются не часто, поэтому каждый случай, указывающий на возможное действие такого гена, заслуживает дальнейшего исследования. Первым указанием на вероятность действия такого гена является двувершинность кривой изменчивости количественного признака.

НАСЛЕДОВАНИЕ ЖИВОГО ВЕСА

Довольно типичным примером поведения количественного признака при скрещивании родителей разных типов служит наследование живого веса при проведенном Пеннетом и Бейли скрещивании золотисто-пятнистого гамбургского петуха с курами породы серебристый сибрайт. Сибрайты — это задорные маленькие бентамки — порода, у которой петухи в нарушение обычной для птиц нормы — куроперы (гл. 8). Куры имеют живой вес около 600 г, петухи — около 750 г. Гамбургские куры весят в среднем почти на 500 г больше, чем куры сибрайт, а петух, использованный в данном опыте, весил 1350 г. Такой живой вес характерен для обеих пород, хорошо передается из поколения в поколение (при нормальной изменчивости в пределах каждой породы), подобно другим породным особенностям, и потому можно с уверенностью считать, что различия в живом весе между гамбургской и серебристо-сибрайтской породами обусловлены их разными генотипами.

Во избежание осложнений, вызываемых обычным половым диморфизмом, в силу которого петухи примерно на 25% тяжелее кур, вес каждой курицы как исходного, так и F_1 поколений был умножен на 1,25, чтобы приравнять вес кур к весу петухов. Для поколения F_2 были взяты данные о живом весе одних петухов.

Потомство F_1 от указанного межпородного скрещивания было по живому весу промежуточным между обеими исходными породами, но несколько ближе к более крупной из них (рис. 91). Из числа особей F_1 была выращена лишь небольшая часть, поэтому не удивительно, что кривая распределения

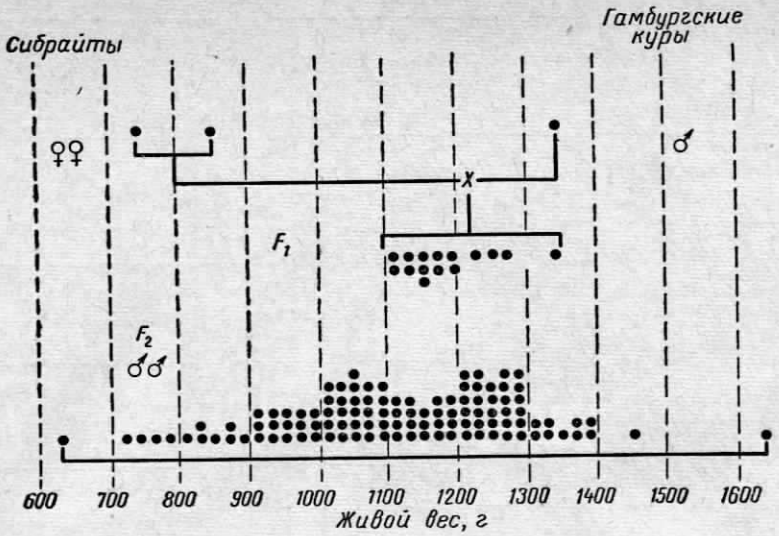


Рис. 91. Наследование живого веса при скрещивании гамбургского петуха с курами породы сибрайт. Вес кур P_1 и F_1 соответствующим образом скорректирован, чтобы приравнять его к живому весу петухов. Каждая точка означает одну птицу. (Из кн. Р. К. Пеннета «Heredity in Poultry», 1923.)

их по живому весу вряд ли соответствует нормальной кривой. Среди 112 петухов F_2 наблюдалась большая изменчивость живого веса, причем некоторые из них были крупнее петухов гамбургской породы, и несколько мельче, чем петухи сибрайт. Эти птицы, занимающие крайние точки кривой, являют собой пример трансгрессивного наследования, но в связи с этим напрашивается вопрос: были ли использованные в этом опыте единственный гамбургский петух и сибрайтские куры типичными представителями своих пород?

ПОЛИГЕНЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ЖИРНОМОЛОЧНОСТЬ

Генетические различия в величине удоя и содержании жира в молоке у крупного рогатого скота — это еще один пример количественных признаков, имеющих важное экономическое значение. У разных пород оба эти признака выражены неодинаково, в зависимости от того, какое относительное значение придавалось им животноводами в разных странах. Породы, выведенные на Нормандских островах — гернсейская, джерсейская и альдернейская — славятся своей жирномолочностью, другие породы пользуются не меньшей известностью благодаря своей обильномолочности, хотя содержание жира в их молоке не так высоко.

Четким анализом данных опыта по скрещиванию красной датской и джерсейской пород, начатого в 1906 г. графом Алефельдт-Лаурвиганом на датском острове Лангеланде, мы обязаны Х. Вридту. Этот опыт является почти идеальной иллюстрацией наследования количественного признака у крупного домашнего животного, так как он был проведен в необычно большом для таких животных масштабе.

Среднее содержание молочного жира у 108 коров красной датской породы составляло 3,4%, а у 66 коров джерсейской породы — 5,57%. Кривые содержания молочного жира у этих двух пород не перекрывались (рис. 92). От многочисленных скрещиваний животных этих пород было получено 108 коров F_1 со средним содержанием молочного жира 4,39%, т. е. несколько меньшим среднего между средними показателями обеих исходных пород.

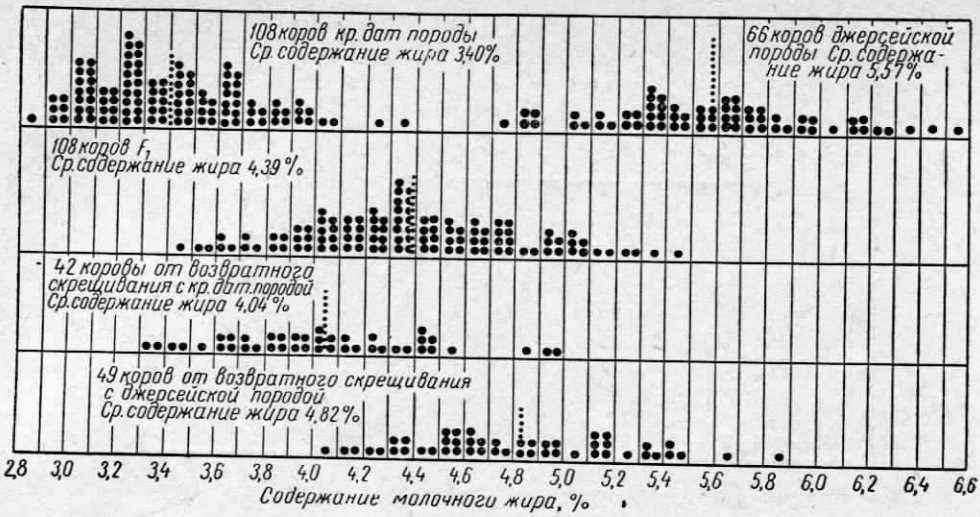


Рис. 92. Наследование жирномолочности у коров F_1 от скрещивания красной датской и джерсейской пород и потомков от возвратного скрещивания F_1 с обеими исходными породами. Каждая точка означает одну корову. (Из кн. Вридта «Heredity in Live Stock», 1930.)

Особей F_2 в этом опыте, очевидно, не получали, но провели возвратные скрещивания F_1 на обе исходные породы, в результате чего были получены как животные с $^3/_4$ крови датского скота, так и с $^3/_4$ крови джерсеев. На рисунке 92 совершенно четко видно, что добавление генов джерсеев значительно повысило средний уровень жирномолочности по сравнению с уровнем F_1, тогда как второе возвратное скрещивание дало противоположный эффект.

Аналогичных результатов следует ожидать не только в отношении различий по содержанию молочного жира, но и в отношении любого количественного признака, по которому исходные породы статистически достоверно отличаются одна от другой.

ЗАКОН ГАЛЬТОНА И ДОЛИ КРОВИ

Франциск Гальтон, которого иногда называют основателем евгеники, сформулировал «закон унаследования от предков», гласящий, что каждый индивид получает от каждого из своих родителей примерно половину наследственности, от каждого из своих дедов и бабок—$^1/_4$, от каждого из прадедов и прабабок — по 12,5%, от прапрадедов и прапрабабок —по 6,25% и т. д. После вторичного открытия законов Менделя в большинстве учебников генетики стали указывать, что безотносительно от того, обладает ли закон Гальтона какими-нибудь достоинствами или нет, он не может быть приложим к менделевским признакам, обусловленным одной или двумя парами генов. Простые доминантные признаки могут быть переданы лишь одним из родителей, в той же мере это относится и к признакам, сцепленным с полом.

Но когда дело касается количественных признаков (а именно эти признаки и исследовал Гальтон), то оказывается, что закон Гальтона очень близок к истине, а возможно, и абсолютно верен. Если допустить, что наши джерсеи обладали многими (возможно, сотнями) генами, чье совместное действие сильно повышало у них средний показатель жирномолочности по сравнению с красным датским скотом, то результаты скрещиваний, представленные на рисунке 92, полностью подтвердят предположение о том, что особи F_1

имели около 50% этих генов, животные, полученные от возвратного скрещивания на джерсеев, — 75%, а животные от второго возвратного скрещивания на красную датскую породу — 25%. В то же время изменчивость проявления жирномолочности у каждой из этих групп межпородных помесей, наблюдаемая и у исходных пород, свидетельствует, что как у чистопородных животных, так и у тех, что принадлежат к любой другой относительно гомогенной популяции (или генерации), степень проявления полигенного признака может сильно варьировать.

Еще задолго до Гальтона и до появления термина «ген» животноводы, характеризуя своих животных, часто прибегали к таким определениям, как, например, $^1/_8$, $^1/_4$ или какая-то иная доля «крови» такой-то породы, линии или какого-нибудь знаменитого предка. Это рассуждение в своей основе совпадало с рассуждениями Гальтона. Если какая-либо порода, семейство или предок обладали выдающимися достоинствами в отношении определенного количественного признака, то животновод имел основание надеяться, что часть этих достоинств, полученная потомком, должна быть пропорциональной имеющейся у него «доле крови» этого выдающегося предка.

ПОЛИГЕНЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЕС ЯИЦ

Робертс и др. (1952) обнаружили у кур другой количественный признак, наследование которого очень схоже с наследованием жирномолочности. Они скрещивали сильно инбридированные линии леггорнов, значительно отличавшиеся друг от друга по весу яиц.

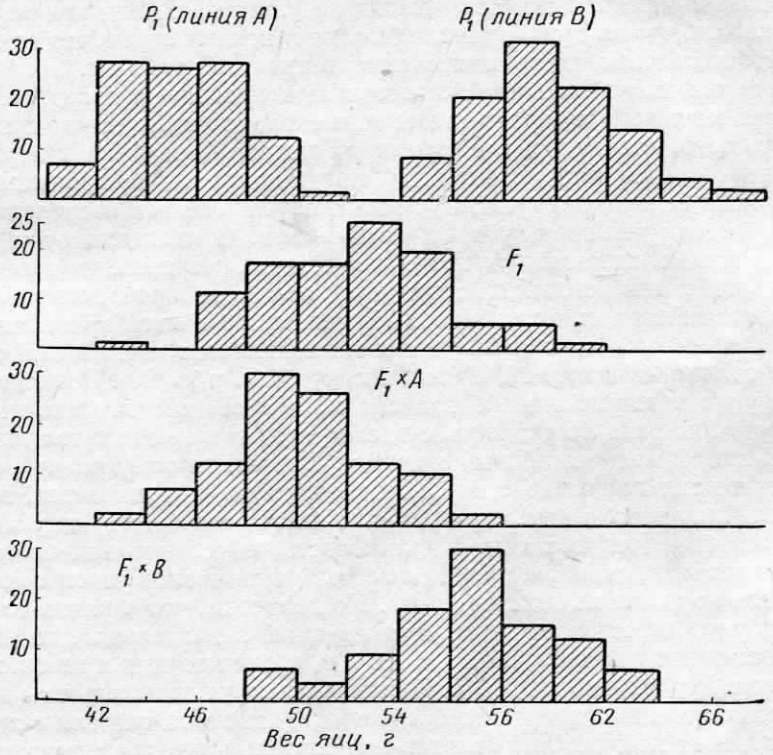


Рис. 93. Наследование веса яиц при скрещивании двух исходных линий белых леггорнов. Среднее различие между линиями по этому признаку составляло 25%:

A — линия, дающая мелкие яйца; *B* — линия с крупными яйцами. (Из статьи Э. Робертса и др. в *Poultry Sci.*, 31, 870—875, 1952.)

Эти межлинейные различия стойко сохранялись на протяжении нескольких поколений, предшествовавших скрещиванию линий. У линии, дававшей мелкие яйца, средний вес яйца был на 14,5 г ниже, чем у той, где яйца были крупные. Это различие составляло несколько больше 25% от среднего веса яиц второй линии. Вариационные ряды веса яиц каждой линии не перекрывались.

Куры F_1 откладывали яйца со средним весом 52,8 г, что почти равнялось средней между средними показателями веса яиц у родительских линий. Было получено также потомство от обоих возвратных скрещиваний, и средний вес яиц и в том и другом случае был также строго промежуточным между средним весом яиц обеих родительских групп (рис. 93). Правда, вариационные ряды веса яиц у обоих поколений возвратного скрещивания ($F_в$) значительно перекрывались, но их средние показатели отличались на 6,6 г в пользу $F_в$ на линию, дающую крупные яйца. Различие между обоими $F_в$ еще более подчеркивается тем обстоятельством, что модальный класс кривой веса яиц у одного из них является крайним положительным классом кривой у второго.

Как и в предыдущем случае, результаты, полученные при этом скрещивании, хорошо соответствуют ожидаемым при таких скрещиваниях, когда исследуемый наследственный признак обусловлен несколькими генами с кумулятивным действием.

ИСКЛЮЧЕНИЯ И УСЛОЖНЕНИЯ

Типичные примеры наследования количественных признаков (см. рис. 91, 92 и 93) свидетельствуют о почти полном совпадении фактически полученных результатов с ожидаемыми. В этой связи укажем, что из этого правила бывают и исключения и что при известных обстоятельствах такие исключения весьма желательны.

Когда опыты по селекции животных или программа практических мероприятий в этой области рассчитаны на несколько лет, то всегда существует опасность того, что некоторые изменения условий среды на завершающей стадии этих опытов или мероприятий могут повлиять на проявление изучаемого (или селекционируемого) признака, что сделает несопоставимыми результаты, полученные в разных поколениях. Отклонения от типичного наследования количественных признаков могут быть вызваны в некоторых случаях влиянием сильнодействующих генов, которое воспрепятствует проявлению действия многих генов, обладающих меньшей эффективностью. Хорошим примером подобного усложнения является сцепленный с полом ген *dw*, сильно снижающий живой вес кур (см. рис. 90). Живой вес кур, как и других видов животных, зависит обычно от действия многих генов. При отсутствии гена *dw* живой вес наследуется так же, как должен наследоваться любой количественный признак. Благодаря тому что ген *dw* оказывает такое сильное воздействие, которое сразу обнаруживается, то, определив величину этого воздействия, можно внести соответствующую поправку к ожидаемым результатам. Карликовость, обусловленная недостатком гормона гипофиза, сходная с карликовостью, вызываемой геном *dw*, известна у мыши, но такие мыши стерильны. Но допустим, что в каких-то других случаях будут действовать гены, оказывающие значительное, но не столь диспропорциональное действие, как ген *dw*, и один из таких генов снижает живой вес или удой на 5 или 10%. В подобных случаях результаты наследования количественных признаков будут приводить исследователя в смущение до тех пор, пока не будет выявлен ген-нарушитель и не определится сила его воздействия.

Часто отклонение продуктивности у F_1 от промежуточной между продуктивностью сильно отличающихся друг от друга родителей объясняется явлением гибридной силы, или гетерозиса. К этому явле-

нию мы вернемся в одной из следующих глав, но здесь необходимо подчеркнуть, что когда в результате скрещивания (межпородного или межлинейного) возникает значительный гетерозис, то его эффект обычно проявляется в том, что поколение F_1 оказывается сдвинутым в направлении родителя с бóльшим (более желательным) проявлением данного признака.

В подобных случаях вариационный ряд проявления признака у особей F_1 будет не столь строго промежуточным, как в рассмотренных выше примерах (см. рис. 92 и 93), а лишь слегка уступать вариационному ряду проявления признака у более крупной или более продуктивной родительской формы. Например, скрещивание двух пород кур, из которых одна характеризуется средним весом 2000, а другая — 1200 г, могло бы дать F_1 со средним весом ближе к 1800, чем к 1600 г. Это могло бы быть вызвано как гетерозисом, так и доминированием сильнодействующих генов, поэтому, чтобы выявить природу данного явления, понадобились бы дополнительные исследования.

У более крупных домашних животных признаки, имеющие экономическое значение, —это по большей части признаки количественные. Поэтому животноводам, стремящимся к дальнейшему повышению современного уже и так достаточно высокого уровня продуктивности, чрезвычайно важно знать факторы, влияющие на проявление и изменчивость количественных признаков. В значительной мере задача повышения продуктивности животных, принадлежащих к чистопородным популяциям или определенным линиям, сводится к уменьшению разрыва между высоко- и низкопродуктивными особями, но так, чтобы это уменьшение разрыва шло за счет отсекания нижнего отрезка вариационного ряда. Использование во все возрастающей степени явления гетерозиса для достижения максимальной продуктивности настоятельно требует более глубокого изучения природы его все еще таинственного воздействия на количественные признаки, если мы хотим максимально эффективно использовать этот стимулятор продуктивности.

НЕМНОГО О ПРИЛОЖЕНИИ СТАТИСТИКИ К КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

Когда мы имеем дело со случаями нормального распределения, т. е. с относительно симметричной вариационной кривой, в которой число особей, отклоняющихся в ту и другую сторону от средней величины, примерно одинаково, то для точной характеристики подобного распределения полезно пользоваться некоторыми специальными показателями. Определяемые с их помощью признаки не обязательно должны быть наследуемыми. (Это могут быть экзаменационные отметки студентов, вес взятых наудачу 100 яблок или 100 желудей или еще какой-либо признак, проявляющий непрерывную изменчивость от самой слабой до самой сильной степени своего выражения.) Эти специальные показатели обычно носят общее для всех них наименование *статистических констант*. Группы организмов, в приложении к которым используются константы статистики, называют *популяциями*, хотя некоторые пуристы употребляют термин «популяция» лишь по отношению к человеку и никогда не пользуются им, когда речь идет о коровах или курах.

Некоторыми из этих статистических констант нам уже приходилось пользоваться, а одна из них — средняя величина — наша старая знакомая еще с тех времен, когда генетики и не было в помине.

Средняя вычисляется путем сложения всех отдельных показателей веса, роста и степени проявления (классов) какого-либо признака всех членов популяции и деления полученной суммы на число этих особей, обычно обозначаемое символом n. Для экономии времени и места предмет измерения (вес, рост, класс и т. п.) обычно обозначают символом x, а его среднюю ве-

личину — как $\bar{x}$ (читается как x с черточкой)[1]. Точно так же вместо того, чтобы писать «сумма всех показателей веса» и т. п., статистики пользуются греческой буквой сигма (Σ). В качестве первого легкого примера определения статистических констант и использования статистической стенографии мы сконцентрируем почти все, о чем шла до сих пор речь в данном разделе, в простой формуле:

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n}.$$

Если число измеренных особей велико (выше 50), то сложение всех отдельных измерений — дело скучное и длительное, поэтому для вычисления средней применяют менее трудоемкий метод. Все измерения делят на ряд классов, отличающихся друг от друга каким-либо постоянным интервалом. Среднее значение каждого класса умножают на число особей данного класса, полученные произведения складывают, снова получают Σ, а их сумму делят на n. Короче, этим путем мы определяем в з в е ш е н н у ю с р е д н ю ю. (Пример ее вычисления приводится ниже.)

Средние величины дают нам представление, например, о весе отдельных пород кроликов, росте наших солдат или познаниях наших студентов, но есть и другие константы, с помощью которых мы можем учесть и другие особенности исследуемой популяции. Одна из таких констант — это мода, представляющая собой класс, состоящий из наибольшего по сравнению с другими классами числа особей. Мода статистическая, как и всякая другая, налагает свой отпечаток на всю группу исследованных особей. Второй определяемой константой служит м е д и а н а. Медиана — не класс, а та самая особь, которая находится точно в центре вариационного ряда. Поэтому птицеводы, сравнивающие потомство разных петухов по возрасту начала яйцекладки, отдают предпочтение медиане, как более удобному показателю, перед средней. Чтобы определить среднюю, приходится ждать, пока не занесется самая последняя курочка, между тем как для определения медианы, такого же удобного показателя, как и средняя, достаточно узнать возраст начала яйцекладки, например у 36-й курочки в семействе, состоящем из 71, и не заботиться о том, когда занесутся остальные 35.

В абсолютно симметричном вариационном ряду средняя, мода и медиана совпадают. В вариационных рядах изменчивости биологических признаков такое совпадение этих трех констант наблюдается редко. Даже при измерениях одного и того же признака в двух разных популяциях в одной из них средняя может быть ближе к моде, чем в другой (см. рис. 88).

СТАНДАРТНОЕ ОТКЛОНЕНИЕ[2]

Три указанные выше константы дают нам ряд сведений о изучаемой нами популяции, но с помощью только этих констант невозможно отдифференцировать популяцию, состоящую из относительно однородных особей, от такой, где различия между особями значительны. Две популяции одинаковой численности и с одинаковыми средними могут радикально отличаться друг от друга (рис. 94). Ранее мы уже упоминали о вариационном ряде (размахе) изменчивости признака от его наименьшего до наибольшего проявления, как о показателе, дающем некоторые представления об изменчивости популяций. Однако это далеко не лучший показатель, потому что он ничего не говорит о том, как часто встречаются крайние или другие отдаленные классы отклонений от средней вариационного ряда, какова численность этих классов и т. д.

[1] В нашей литературе средняя часто обозначается символом M.— *Прим. перев.*

[2] Часто фигурирует под названием среднего квадратического уклонения.— *Прим. перев.*

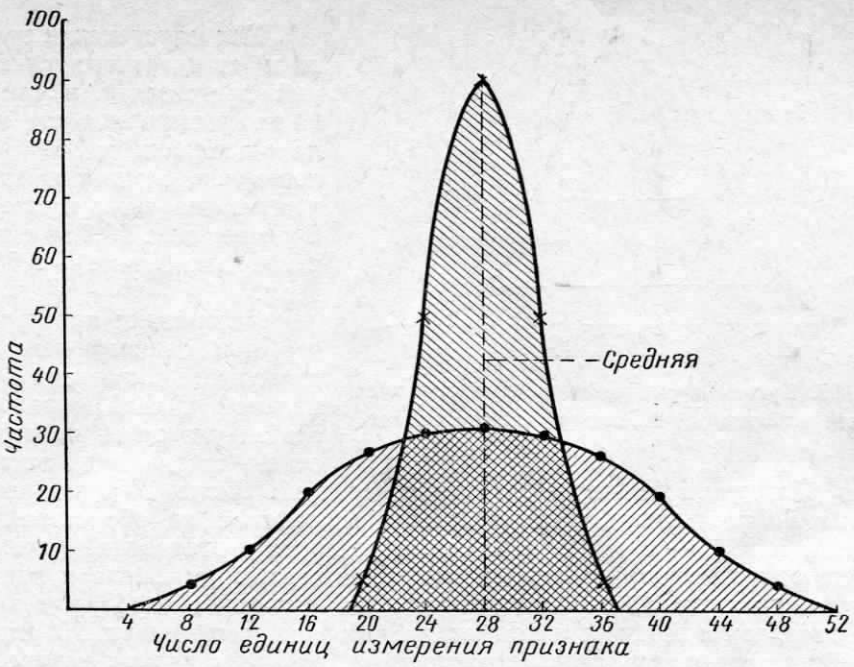


Рис. 94. Различие в размахе изменчивости между двумя популяциями одинаковой численности (по 200 особей), характеризующимися одинаковой средней по данному количественному признаку.

Лучшим показателем было бы среднее отклонение, определяемое путем умножения отклонения от средней каждого класса на его частоту, сложения всех произведений и деления полученной суммы на n. Но практически средним отклонением редко пользуются. Биологи (особенно биометрики, занимающиеся статистическими исследованиями живых организмов) предпочитают пользоваться стандартным отклонением, обозначаемым малой греческой буквой сигмой σ. Его определяют путем возведения в квадрат отклонения от средней каждого класса и умножения произведения на частоту данного класса, сложения всех произведений и деления их суммы на n (или, как предпочитают статистики, на $n-1$), а затем извлечения корня квадратного из полученного частного. Если частоты разных классов обозначить как f, а отклонения этих классов от средней как d, то получим следующую формулу вычисления стандартного отклонения.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum f \times d^2}{n-1}}.$$

Статистик Патерсон (1939) признает, что деление на $n-1$, а не на n, т. е. на фактическое число наблюдений, базируется на «довольно неясной математической теории», но нам достаточно знать, что это теоретическое обоснование связано с концепцией степеней свободы, которые мы используем при вычислении показателя χ^2. Во всяком случае эта уступка статистикам нам ничего не стоит, так как разница в результатах от деления на n или на $n-1$ очень незначительна. Следовательно, мы можем спокойно принять последний вариант формулы вычисления стандартного отклонения[1].

Одна из причин необходимости определения стандартного отклонения заключается в том, что этот показатель нужен для вычисления средней ошибки — другой очень полезной статистической константы.

[1] Деление на $n-1$ предпочтительнее тогда, когда $n<30$. Если $n>50$, то введение подобной поправки не требуется.— *Прим. перев.*

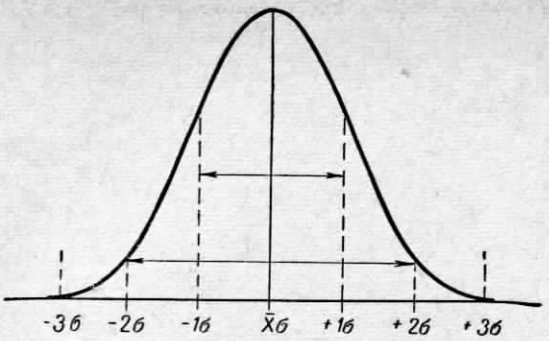


Рис. 95. Кривая нормального распределения со средней выборки ($\overline{X}$) и стандартным отклонением (σ).

Ход определения среднего и стандартного отклонений представлен в таблице 23 на примере возраста начала яйцекладки у 354 белых леггорнов, кривая которого изображена на рисунке 88. Среднее равно 26,6, а стандартное отклонение — 2,86 недели.

Математики определили, что при симметричном распределении популяции в нормальной кривой, около $^2/_3$ особей уложатся на отрезке одного стандартного отклонения в бо́льшую и меньшую сторону от средней. Около 95% популяции уложатся в пределах двух стандартных отклонений по обе стороны от средней, а 99% — в пределах трех стандартных отклонений (рис. 95). Очевидно, эта закономерность в равной мере хорошо выражена и для тех вариационных рядов, где асимметричность выражена слабо, как в примере с возрастом начала яйцекладки у леггорнов, выведенных 20 апреля. И, действительно, стандартное отклонение, равное в данном случае 2,86 недели, указывает, что около $^2/_3$ молодок стада начали откладывать яйца в возрасте между $\bar{x}-1\sigma$ и $\bar{x}+1\sigma$, т. е. между 23,7 и 29,5 недели, а 95% — между 20,9 и 32,3 недели.

Примерно к такому же выводу можно было бы прийти (не пользуясь стандартным отклонением) на основе частот классов, представленных в таблице 23. Однако при помощи счетной машины и другой формулы можно определить стандартное отклонение, не прибегая к разделению популяции на классы. В случаях, подобных рассмотренному выше, по стандартному отклонению можно получить хорошее представление об изменчивости исследуемого признака. Наряду со средней этот показатель особенно полезен, когда необходимо сравнить по одному признаку разные популяции.

На рисунке 94 высокая кривая имеет относительно незначительное стандартное отклонение, а вторая кривая — значительное. Зная среднюю и стандартное отклонение популяции, можно отчетливо представить себе кривую вариационного ряда признака, не вычерчивая ее.

ТАБЛИЦА 23

Определение средней и стандартного отклонения для вариационного ряда возраста начала яйцекладки у 354 молодок породы белый леггорн

Классы вариационного ряда (недели)	Среднее значение класса (V)	Частота (f)	$f \times V$	Среднее отклонение класса от средней (d)	d^2	$f \times d^2$
20—21	20,5	10	205,0	—6,1	37,21	372,10
22—23	22,5	29	652,5	—4,1	16,81	487,49
24—25	24,5	100	2450,0	—2,1	4,41	441,00
26—27	26,5	87	2305,5	—0,1	0,01	0,87
28—29	28,5	66	1881,0	+1,9	3,61	238,26
30—31	30,5	46	1403,0	+3,9	15,21	699,66
32—33	32,5	14	455,0	+5,9	34,81	487,34
34—35	34,5	1	34,5	+7,9	62,41	62,41
36—37	36,5	1	36,5	+9,9	98,01	98,01
		$n = 354$;	$\Sigma fV = 9453,0$;			$\Sigma fd^2 = 2887,14$

$$\text{Среднее} = \bar{x} = \frac{\Sigma fV}{n} = \frac{9453}{354} = 26{,}6 \text{ недели};$$

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma fd^2}{n-1}} = \sqrt{\frac{2887{,}14}{353}} = 2{,}86 \text{ недели}.$$

КОЭФФИЦИЕНТ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Коэффициент изменчивости определяют, исходя из стандартного отклонения и средней. Им пользуются для выяснения того, какой из совершенно различных признаков более изменчив. Если мы хотим, например, выяснить, у кого больше изменчивость живого веса — у слонов или мышей, то данные о пределах изменчивости их вариационных рядов, так же как и данные о стандартных отклонениях последних, недостаточны, ибо различия в средних живого веса для этих двух видов слишком велики. Коэффициент изменчивости представляет собой выраженный в процентах показатель изменчивости вариационного ряда по отношению к его средней. Формула его определения проста:

$$C = \frac{\sigma \times 100}{\bar{x}}.$$

Хотя данных о живом весе мышей довольно много, этого, к сожалению, нельзя сказать о живом весе слонов. Поэтому, чтобы показать на примере, как используется коэффициент изменчивости, мы обратимся к данным, полученным Асмундсоном при некоторых измерениях 707 куриных яиц.

	Среднее	Коэффициент изменчивости, %
Длина, мм	56,9	5,3
Вес, г	53,6	10,1
Вес скорлупы, г	5,6	14,4

Полученные цифры показывают, что изменчивость этих яиц по весу почти в два раза больше, чем по длине, а изменчивость веса скорлупы значительно больше изменчивости веса яиц, хотя вес скорлупы составляет едва $^1/_{10}$ веса целого яйца.

СРЕДНЯЯ ОШИБКА

Оценивая популяцию на основе данных о средней и стандартном отклонении у определенной выборки особей, взятых нами для исследования из этой популяции, мы должны задать себе вопрос: в какой мере можно полагаться на вычисленную нами среднюю? Если провести измерения у второй группы особей из этой популяции, то насколько близка будет средняя для этой второй выборки к средней для первой выборки? Вернемся снова к рисунку 88. Легко представить себе, что если взять дюжину разных выборок по 40 курочек в каждой из того же стада, откуда были взяты 354 молодки, то мы получим 12 разных средних, и ни одна из них не должна быть обязательно равна 26,6 недели, т. е. значению средней для предыдущей партии (354 курочки). Точно так же средняя для этих 354 курочек не обязательно должна совпасть со средней, вычисленной для партии 1000 курочек. Статистики говорят, что как бы велики ни были исследуемые популяции, их следует рассматривать лишь как выборки из еще более крупных теоретических популяций.

Очевидно, что надежность (достоверность) средней определяется частично: а) числом измерений, на основе которых она вычислена, а также

б) величиной изменчивости данной популяции. Хорошим показателем достоверности средней служит ее средняя ошибка, основывающаяся на обоих указанных факторах и вычисляемая по следующей формуле:

$$m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Средняя ошибка одной средней эквивалентна среднему отклонению вариационного ряда, составленного из ряда средних, полученных для разных выборок, взятых из той же популяции. Подобное отклонение указывает границы, в пределах которых должны уложиться около $^2/_3$ средних для всех равных по величине выборок из этой популяции. Поэтому когда мы имеем среднюю плюс (или минус) ее среднюю ошибку, то можем получить из этого представление не только о предмете нашего измерения, но и о достоверности нашей выборки.

Применим все сказанное к той выборке, которую мы взяли для иллюстрации этих статистических приемов. Средняя ошибка среднего возраста начала яйцекладки у леггорнов будет равна:

$$m_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} = \frac{2{,}86}{\sqrt{354}} = 0{,}15.$$

Определив среднюю ошибку средней, мы теперь обозначаем последнюю как $26{,}6 \pm 0{,}15$ недели. Если мы возьмем еще ряд таких же выборок из того же стада, то в $^2/_3$ этих выборок средние будут колебаться в пределах от 26,45 до 26,75 недели и лишь у $^1/_3$ средние выйдут за эти пределы. Около 90% всех таких выборок будут в пределах двух средних ошибок по обе стороны от средней вариационного ряда, т. е. в пределах от 26,3 до 26,9 недели.

В данном примере средняя ошибка средней очень мала, но это в значительной мере объясняется тем, что выборка была достаточно большой. Если бы возраст начала яйцекладки учитывался не у 354, а только у 50 птиц, то средняя ошибка была бы значительно большей, а средняя соответственно менее надежной.

Другим показателем достоверности средней величины является ее вероятная ошибка, которая равна $0{,}6745 \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$. Этим показателем в настоящее время пользуются реже. В то время как средняя ошибка средней указывает те границы по обе стороны от последней, в пределах которых укладывается около $^2/_3$ всего вариационного ряда, в границы вероятной ошибки укладывается лишь половина вариационного ряда.

Одна из важных функций указанных статистических констант заключается в том, что в применении к популяции они дают ее краткую математическую характеристику. В рассмотренном нами примере математическую характеристику возраста начала яйцекладки можно суммировать следующим образом: $n = 354$; $\bar{x} = 26{,}6 \pm 0{,}15$ недели; $\sigma = 2{,}86$ недели; $C = 10{,}7\%$.

С помощью средней ошибки двух независимых средних можно установить, являются ли различия по этим средним статистически достоверными. Среднюю ошибку можно вычислить не только для средней, но и для других констант.

Наша книга имеет целью дать представление о генетических принципах и их применении в практике при минимально необходимом использовании математики, следовательно, детальное изложение различных статистических методов было бы в данном случае неоправданным. Поэтому в заключение главы, являющейся по существу лишь введением в теорию наследования количественных признаков, мы позволим себе выразить надежду, что для такого введения в ней было уделено достаточно внимания статистике.

Из книги: Гершензон С. М. Основы современной генетики. 1983 г.

Глава 19

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ

Наиболее важной областью практического приложения генетики является селекция — наука, разрабатывающая пути и методы создания новых и улучшения существующих форм домашних животных, возделываемых растений и полезных микроорганизмов. Генетика служит теоретической основой селекции: рационально планировать селекционные мероприятия можно лишь исходя из установленных генетикой общих законов наследственности и изменчивости и из более частных сведений о механизме наследования конкретных признаков, интересующих селекционера. Это, конечно, не означает, что селекция сводится только к генетике; для достижения успеха селекционер должен учитывать множество данных, разносторонне характеризующих избранный объект — биологию его размножения, особенности индивидуального развития, физиологию питания, устойчивость к внешним воздействиям и т. п. Но при всем разнообразии факторов, которые приходится принимать во внимание в селекционной работе, определяющая роль в решении селекционных задач принадлежит генетике. В этой главе мы рассмотрим некоторые общие положения генетики, имеющие наибольшее значение для селекции, в особенности для селекции растений и животных.

Количественные признаки. В предыдущих главах мы обсуждали наследование главным образом четко выражающихся в фенотипе признаков, относительно легко отличимых от альтернативных им, так что при расщеплении не возникает сомнения, к какому фенотипическому классу по данному признаку следует отнести ту или иную особь. Такие признаки (к ним относятся, например, особенности окраски или формы, наличие или отсутствие определенного фермента и т. п.) обычно называют **качественными.** Наряду с этим, многим наследственным признакам нельзя дать достаточно точного качественного описания, по ним между особями наблюдаются постепенные малозаметные переходы, а при расщеплении нет ясно разграниченных фенотипических классов. Эти признаки приходится изу-

чать путем измерений или подсчетов, позволяющих дать признаку цифровую характеристику. К таким признакам принадлежат вес и размеры тела, плодовитость, урожайность, продуктивность, скороспелость, содержание белков и жиров, число одинаковых частей (например, зерен в колосе, лепестков цветка, кровяных клеток в определенном объеме) и т. п. Подобные признаки принято называть **количественными**. Строгой границы между качественными и количественными признаками провести нельзя: некоторые количественные различия можно описать качественно (например, высокий — карликовый, скороспелый — позднеспелый), качественные же различия можно выразить количественно (например, различия в окраске — количеством пигмента, различия в форме — отношением длины к ширине и т. д.). Однако качественное описание различий возможно лишь в относительно редких случаях, когда различия эти резки и между ними нет переходов, а к количественной характеристике качественных признаков обычно нет нужды прибегать, поэтому деление признаков на качественные и количественные практически обосновано.

Большинство хозяйственно-полезных признаков возделываемых растений и домашних животных относится к категории количественных, поэтому знание того, как наследуются количественные признаки, очень важно для селекционной работы. Для того, чтобы наследование количественных признаков стало понятным, нужно ознакомиться с некоторыми математическими константами, с помощью которых характеризуется значение таких признаков. Главные из этих констант — средняя арифметическая ($\bar{X}$), среднее квадратическое отклонение (σ), варианса (σ^2), ошибки средней арифметической ($s\bar{X}$) и коэффициент изменчивости (CV). Вычисляются эти показатели следующим образом.

Прежде всего, изучаемый признак измеряют у всех особей исследуемой группы и полученные данные разбивают на произвольное, но относительно небольшое число классов (обычно на 10—15), в каждом из которых объединены особи, более или менее сходные по значению признака. В табл. 19.1 приведен пример такого **вариационного ряда**, составленного для живого веса коров костромской породы старше пяти лет.

Вариационный ряд удобно изображать графически в виде **гистограммы** — столбиков с основаниями, соответствующими классовому интервалу, и высотой, соответствующей числу **вариант** (т. е. измеренных особей) в классе, или в виде **кривой распределения** — из середины каждого класса восстанавливают перпендикуляр, высота которого соответствует числу вариант в классе, и вершины перпендикуляров соединяют прямыми линиями (рис. 19.1).

Количественные признаки, как правило, изменчивее качественных. Это зависит от двух причин. Во-первых, на-

Таблица 19.1

Вариационный ряд живого веса коров костромской породы старше пяти лет (по Ивановой)

Классы по живому весу, кг													
425—449,9	450—474,9	475—499,9	500—524,9	525—549,9	550—574,9	575—599,9	600—624,9	625—649,9	650—674,9	675—699,9	700—724,9	725—749,9	Всего
Число коров													
1	4	10	18	25	29	26	16	9	7	2	2	1	150

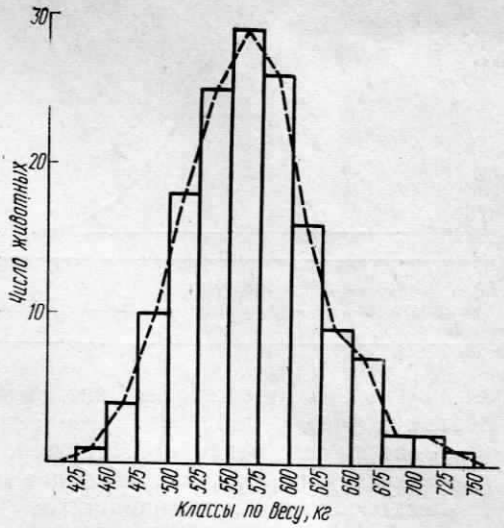
Примечание. Верхняя граница класса берется несколько ниже границы между классами (в данном примере — на 0,1 кг), поэтому особь, имеющую значение, равное границе между классами, относят к более высокому классу, а имеющую меньшее значение — к более низкому. Так, например, особь, весящая 525 кг, должна быть отнесена к 5-му классу, а весящая 524,9 кг — к 4-му классу.

следственные различия особей по тому или иному количественному признаку обусловлены обычно взаимодействием нескольких пар полимерных генов, причем каждый ген оказывает весьма существенное влияние на развитие данного признака; между тем, в случае качественных признаков различие между особями определяется, в основном, лишь одной, двумя или, изредка, тремя парами аллелей, а все прочие гены, влияющие на данный качественный признак, лишь в ограниченной степени могут модифицировать действие этих главных генов. Во-вторых, количественные признаки большей частью сильнее зависят от внешних факторов, чем качественные. Некоторые сочетания полимерных генов, определяющих количественный признак, сдвигают его значение в положительную сторону, другие — в отрицательную. Точно так же, разнонаправленно, действуют на фенотипическое выражение этих генов разные внешние влияния. В силу чисто статистических причин чаще всего встречаются особи, у которых значение количественного признака обусловлено приблизительно одинаковым суммарным действием благоприятных и неблагоприятных для развития этого признака независимых друг от друга наследственных факторов и факторов среды. Поэтому наиболее часты особи со средним значением количественного признака, а особи, у которых это значение выше или ниже среднего, встречаются тем реже, чем сильнее такое отклонение. Вследствие этой закономерности распределение частот особей с разным значением количественного признака обычно соответствует коэффициентам при отдельных членах разложения бинома Ньютона $(a+b)$ при возведении его в разные степени:

$$(a+b)^2 = a^2 + 2ab + b^2;$$
$$(a+b)^3 = a^3 + 3a^2b + 3ab^2 + b^3;$$
$$(a+b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4 \text{ и т. д.}$$

откуда коэффициенты составляют такие ряды:

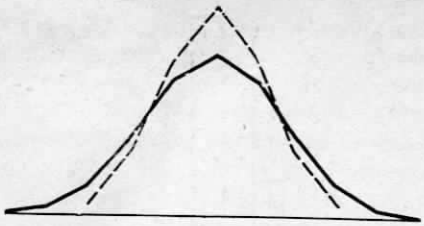
$$1+1$$
$$1+2+1$$
$$1+3+3+1$$
$$1+4+6+4+1 \text{ и т. д.}$$



19.1. Распределение по весу коров костромской породы старше пяти лет (по Ивановой).

Теоретические кривые, построенные по коэффициентам разложения бинома при бесконечно большом числе вариант, называют **биномиальными** (рис. 19.2), а при бесконечно большом числе независимых факторов, положительно и отрицательно влияющих на значение признака, биномиальная кривая превращается в **нормальную** (рис. 19.3). Эмпирические кривые распределения, построенные на основе ограниченного числа вариант, чаще всего приближаются к биномиальным, примером чего может быть приведенная выше (рис. 19.1) кривая распределения коров по живому весу. При этом, чем больше число особей, измеренных для построения кривой, тем ближе эмпирическая кривая к теоретической биномиальной. Такое хорошее совпадение иллюстрируют, например, результаты измерения роста свыше 10 тыс. американских индейцев, полученные при медицинском освидетельствовании перед призывом в армию (табл. 19.2, рис. 19. 4).

Иногда, впрочем, встречаются эмпирические кривые распределения, довольно сильно отличающиеся от биномиальных. Так бывает, например, если в рассматриваемой группе особей среднее значение признака сдвинуто к



19.2. Биномиальные кривые.
Разложение $(a+b)^6$ — пунктир; $(a+b)^{10}$ — сплошная линия.

одному из его предельных значений. В этом случае кривая распределения оказывается асимметричной. Примером этого может служить распределение по жизнеспособности упоминавшихся в главе 18 (табл. 18.3) 79 линий дрозофилы, несущих в гомозиготном состоянии хромосомы из природы. Асимметричность кривой, отображающей это распределение (рис. 19.5), обусловлена тем, что здесь среднее значение изучаемого признака (30,4 % от нормальной жизнеспособности) явно смещено в сторону предельно низкого значения признака (жизнеспособность 0 %, т. е. летальность) вследствие того, что многие хромосомы природной популяции несли рецессивные летальные гены, проявившиеся при гомозиготизации этих хромосом. Возможно также сосредоточение чересчур большого числа вариант вблизи среднего значения признака при недостатке их в боковых частях кривой распределения (эксцессивная кривая) или, наоборот, ненормально малая частота вариант в классах, близких к среднему значению признака (плосковершинная кривая, иногда двухвершинная или многовершинная кривая). Плосковершинность или наличие двух (нескольких) вершин чаще всего указывает на то, что вариационный ряд состоит из смеси особей, принадлежащих к двум (нескольким) группам, характеризуемых разными средними значениями изучаемого признака (рис. 19.6).

После того, как построен вариационный ряд, в первую очередь находят **среднюю арифметическую** ($\bar{X}$), дающую представление о типичных размерах количественного признака в изучаемой группе особей.

При малом числе вариант (менее 25) среднюю арифметическую вычисляют по формуле

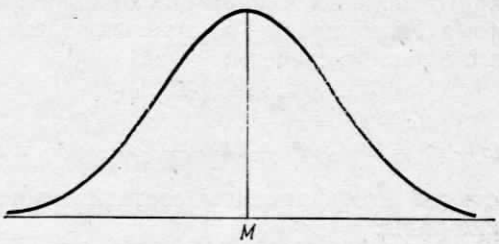
$$\bar{X} = \frac{\Sigma X}{n},$$

где X — значение признака у отдельных особей, n — число особей, Σ — знак суммирования. При большом числе вариант этот способ слишком трудоемок и среднюю арифметическую вычисляют по формуле

$$\bar{X} = A + k\frac{\Sigma fa}{n},$$

где A — условная средняя; a — выраженное в числе классов отклонение каждого класса от класса, в котором находится условная средняя; f — число вариант в классе; $\frac{\Sigma fa}{n}$ — выраженная в классах разность между условной средней и средней арифметической данного вариационного ряда; k — классовый интервал. В качестве условной средней обычно выбирают середину класса, содержащего наибольшее число вариант. В табл. 19.3 показано, как этим способом вычисляют среднюю арифметическую; в качестве примера взяты данные о живом весе коров, приведенные выше в табл. 19.1.

Как уже говорилось, средняя арифметическая характеризует типичное для данной группы особей значение количественного признака, но она не дает представления об изменчивости этого признака в пределах изучаемой группы. Между тем, вариационные ряды, имеющие одинаковую среднюю арифметическую, могут сильно разли-



19.3. Нормальная кривая.
Перпендикуляр — средняя арифметическая.

чаться в отношении изменчивости признака (рис. 19.7). Наиболее удобным и употребительным мерилом изменчивости служит **среднее квадратическое отклонение** (σ). При малом числе вариант среднее квадратическое отклонение вычисляют по формуле

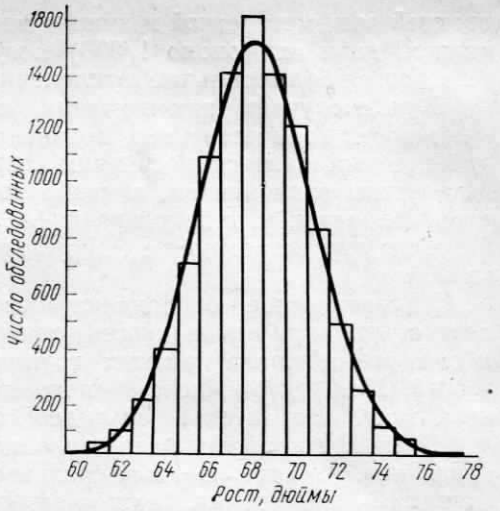
$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma fa^2}{n-1}},$$

если же в ряду более 25 вариант, то пользуются формулой

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma fa^2}{n} - \left(\frac{\Sigma fa}{n}\right)^2} k,$$

как это показано в табл. 19.3.

Среднее квадратическое отклонение показывает, как распределяются варианты в вариационном ряду в зависимости от значения признака у каждой из них. В идеальном биномиальном ряду существует определенная закономерность в том, как группируются варианты вокруг средней арифметической. Эта закономерность отражена в табл. 19.4, в которой показано, какая доля (p) вариант ряда охватывается теми или иными отклонениями в одну (любую) сторону от средней арифметической, причем эти отклонения ($X - \bar{X}$) выражены в долях среднего квадратического отклонения $\left(\frac{X-\bar{X}}{\sigma}\right)$. Как видно из табл. 19.4, 68,3 % всех вариант лежат в ту и другую сторону от средней арифметической в пределах 1 σ; в пределах 2 σ от средней арифметической расположено 95,5 % особей, а 99,7 % их лежит в пределах 3 σ. Таким образом, почти у всех вариантов значение признака отклоняется менее, чем на 3σ в ту или другую сторону от



19.4. Распределение по росту 10004 американских индейцев (мужчин) (по Дэвенпорту и Лав).
Наложена теоретическая кривая нормального распределения при той же средней арифметической и той же изменчивости. На приведенном графике, взятом из оригинальной работы авторов, рост указан в дюймах. В табл. 19.2, построенной на основе этих же данных, рост приведен в сантиметрах.

Таблица 19.2

Распределение по росту взрослых мужчин индейцев (по Дэвенпорту и Лав)

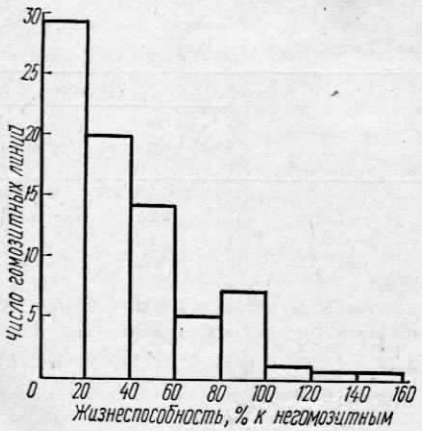
Рост, см	Частота		Рост, см	Частота	
	наблюдаемая	ожидаемая		наблюдаемая	ожидаемая
150—152,5	11	13	175—177,5	1225	1176
152,5—155	40	38	177,5—180	845	833
155—157,5	92	101	180—182,5	482	511
157,5—160	210	228	182,5—185	239	269
160—162,5	396	442	185—187,5	104	123
162,5—165	712	750	187,5—190	52	50
165—167,5	1103	1096	190—192,5	16	16
167,5—170	1427	1389	192,5—195	3	5
170—172,5	1629	1524	195—197,5	7	2
172,5—175	1411	1437			
			Всего	10 004	10 003

$\bar{X} = 170{,}30$ см; $\sigma = 6{,}52$ см.

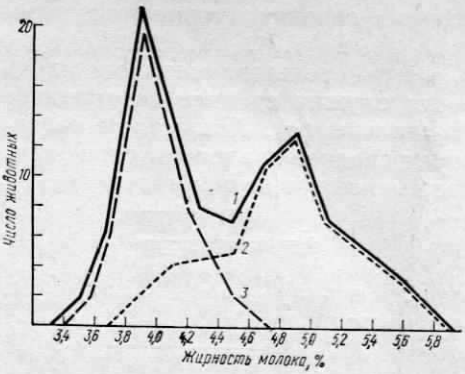
средней арифметической и лишь у ничтожной доли их (около 1/300) могут встречаться более сильные отклонения.

В ряде случаев при изучении изменчивости количественных признаков удобнее пользоваться не средним квадратическим отклонением, а квадратом этой величины, т. е. **варианкой** (σ^2); ниже мы еще встретимся с ее применением.

Квадратическое отклонение позволяет сравнивать изменчивость одного и того же признака в разных группах особей. Но, будучи числом именованным, этот показатель, очевидно, не пригоден для сравнения изменчивости признаков, характеризуемых разными единицами измерения, например, изменчивости веса и роста и т. п. Для преодоления этой трудности обычно прибегают к вычислению **коэффициента изменчивости** (CV), представляющего собой выраженное в процентах частное от деления среднего квадратического отклонения на среднюю арифметическую: $CV = \frac{\sigma \times 100}{\bar{X}}$. Нужно, однако, подчеркнуть, что не следует пользоваться коэффициентом изменчивости там, где можно обойтись средним квадратическим отклонением — в математическом отношении последнее значительно точнее характеризует изменчивость признака.



19.5. Распределение по жизнеспособности 79 линий дрозофилы, гомозиготных по хромосомам из природы.



19.6. Двухвершинная кривая распределения по содержанию жира в молоке коров одного хозяйства, построенная без учета их породы, и кривые распределения по каждой из двух пород в отдельности (по Ивановой):

1 — по всему стаду; *2* — коровы бурой латвийской породы; *3* — помеси с джерейской породой.

Любой эмпирический вариационный ряд представляет случайную выборку, содержащую ограниченное число вариант и поэтому в силу чисто статистических причин не вполне точно отражает характерную для данной популяции величину изучаемого признака и его изменчивость. Достоверность биометрических показателей, определяемых для эмпирической выборки, сильно зависит от числа составляющих ее особей — чем выборка многочисленнее, тем эти показатели ближе к своему истинному значению. При этом, биометрические показатели (средняя арифметическая, квадратическое отклонение, коэффициент изменчивости) отдельных эмпирических выборок распределяются вокруг истинных значений соответствующих показателей вполне определенным образом — в виде вариационного ряда, близкого к нормальному; вариантами в этом ряду служат значения того или иного биометрического показателя, вычисленные для отдельных эмпирических выборок. Разброс выборочных показателей вокруг своих истинных средних можно измерить их средним квадратическим отклонением, т. е их σ. Среднее квадратическое отклонение биометрического показателя называется его **средней квадратической ошибкой** или, сокращенно, сред-

Таблица 19.3

Вычисление средней арифметической и среднего квадратического отклонения с помощью условной средней

Среднее значение класса (вес, кг)	Число вариант (f)	a	fa	fa^2	Вычисление средней арифметической
437,5	1	—5	—5	25	$A = 562{,}5$ кг
462,5	4	—4	—16	64	$n = 150$
487,5	10	—3	—30	90	$\Sigma fa = 142 - 112 = 30$
512,5	18	—2	—36	72	$k = 25$ кг
537,5	25	—1	—25	25	$\frac{\Sigma fa}{n} = \frac{30}{150} = 0{,}2$
562,5	29	0	0	0	
587,5	26	1	26	26	
612,5	16	2	32	64	$\bar{X} = A + \frac{\Sigma fa}{n} k = 562{,}5 + 0{,}2 \cdot 25 = 567{,}5$ кг
637,5	9	3	27	81	
662,5	7	4	28	112	Вычисление среднего квадратического отклонения:
687,5	2	5	10	50	
712,5	2	6	12	72	$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma fa^2}{n} - \left(\frac{\Sigma fa}{n}\right)^2}\, k =$
737,5	1	7	7	49	
Σ	150	—	30	730	$= \pm \sqrt{\frac{730}{150} - (0{,}2)^2} \cdot 25$ кг $= \pm 55{,}0$ кг

Таблица 19.4

Значения нормального интеграла вероятностей

$\frac{x - \bar{X}}{\sigma}$	p	$\frac{x - \bar{X}}{\sigma}$	p	$\frac{x - \bar{X}}{\sigma}$	p	$\frac{x - \bar{X}}{\sigma}$	p
0,1	0,0398	0,9	0,3159	1,7	0,4554	2,5	0,4938
0,2	0,0793	1,0	0,3413	1,8	0,4641	2,6	0,4953
0,3	0,1179	1,1	0,3643	1,9	0,4713	2,7	0,4965
0,4	0,1554	1,2	0,3849	2,0	0,4773	2,8	0,4974
0,5	0,1915	1,3	0,4032	2,1	0,4821	2,9	0,4981
0,6	0,2258	1,4	0,4192	2,2	0,4861	3,0	0,4987
0,7	0,2580	1,5	0,4332	2,3	0,4893	3,5	0,4998
0,8	0,2831	1,6	0,4452	2,4	0,4918	—	—

ней ошибкой (иногда говорят «стандартной ошибкой»). Средняя ошибка обозначается буквой s* со значком, указывающим, к какому биометрическому показателю эта ошибка относится. Вычисление средних ошибок рассмотренных выше показателей ведется по следующим формулам:

средняя ошибка среднего квадратического

$$s_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}};$$

средняя ошибка квадратического отклонения

$$s_\sigma = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}};$$

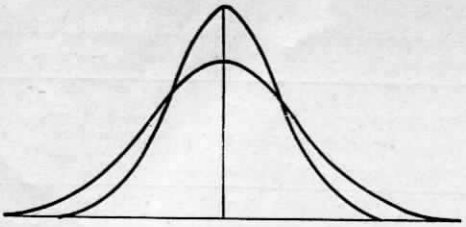
средняя ошибка коэффициента изменчивости

$$s_{CV} = \frac{CV}{\sqrt{2n}}.$$

Средние ошибки биометрических констант записывают со значком $\pm$ рядом со значением константы. Так, для приведенного выше (табл. 19.1) вариационного ряда живого веса коров среднее арифметическое записывают так:

$$\bar{X} = 567{,}5 \pm \frac{55}{\sqrt{150}} \text{ кг} = 567{,}5 \pm 4{,}5 \text{ кг},$$

* Прежде средняя ошибка обозначалась буквой m; иногда это обозначение встречается и сейчас.



19.7. Две кривые распределения, имеющие одинаковую среднюю арифметическую, но различающиеся по изменчивости изучаемого признака.

а среднее квадратическое отклонение так:

$$\sigma = 55{,}0 \pm \frac{55}{\sqrt{150 \cdot 2}} \text{ кг} = 55{,}0 \pm 3{,}2 \text{ кг}.$$

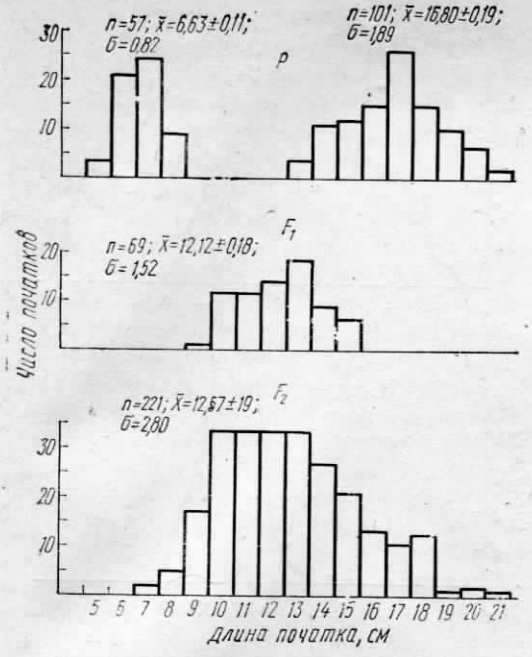
Зная среднюю ошибку биометрической константы, вычисленной для эмпирического вариационного ряда, можно установить границы, в пределах которых находится истинное значение этой константы. Как вытекает из закономерности, отраженной в табл. 19.4, это истинное значение константы должно с вероятностью 99,7 % лежать между эмпирическим значением константы минус ее утроенная средняя ошибка и этим же значением константы плюс ее утроенная средняя ошибка. Так, например, для рассмотренного выше вариационного ряда живого веса коров истинная средняя арифметическая с вероятностью 99,7% должна лежать между 567,5−13,5 кг и 567,5+13,5 кг, т. е. между 554 и 581 кг. Истинное квадратическое отклонение этого вариационного ряда должно с такой же вероятностью находиться между 55,0−6,6 кг и 55,0+6,6 кг, т. е. между 48,4 и 61,6 кг.

Наследование количественных признаков. При скрещивании особей, различающихся по количественному признаку, в F_1, как правило, не наблюдается доминирования признака одного из родителей, а в F_2 нет четкого расщепления на небольшое число фенотипически различных классов, находящихся между собою в определенных и характерных численных отношениях. Картина эта настолько отличается от типичной для наследования качественных признаков, что в первые годы после вторичного открытия законов Менделя многим ученым, в том числе и таким крупным, как, например, Де Фризу, казалось невозможным распространять законы Менделя на наследование количественных признаков. Но довольно скоро выяснилось, что такая точка зрения ошибочна и что в основе наследственной передачи количественных признаков лежат те же явления расщепления и перекомбинации генов, что и при передаче качественных признаков. Прежде, чем приводить обоснования этого вывода, надо несколько подробнее рассмотреть особенности наследования количественных признаков. Особенности эти хорошо подытожены в одной из недавних книг П. Ф. Рокицкого * и мы воспользуемся здесь его формулировками:

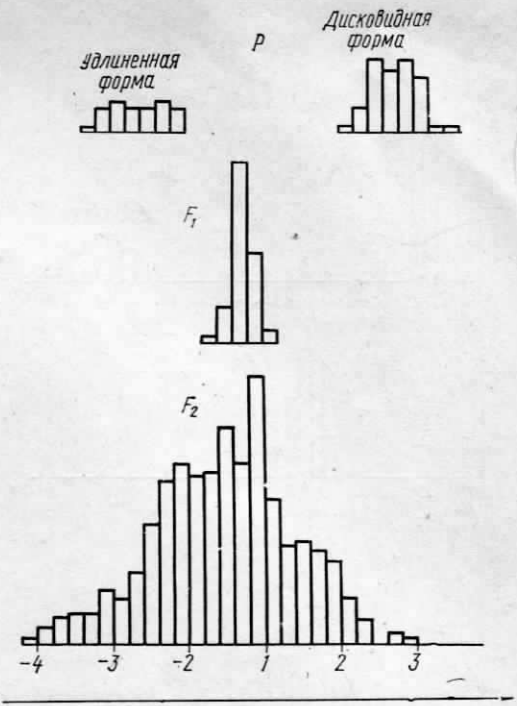
«1) кривая распределения особей F_1 по изучаемому признаку обычно располагается между кривыми распределения родительских форм. Средняя арифметическая F_1 чаще всего промежуточная между средними арифметическими родительских форм; 2) средняя арифметическая F_2 примерно равна средней арифметической F_1, но вариация особей значительно больше, чем вариация особей F_1; 3) кривые распределения особей из возвратных скрещиваний F_1 на каждого из родителей сдвинуты ближе к кривым расщепления тех же родительских форм, с которыми произведено скрещивание; 4) кривые распределения F_3 от особей F_2, взятые из разных частей вариационного ряда F_2, располагаются по-разному в зависимости от того, из какой части ряда взяты особи F_2».

В качестве примеров, иллюстрирующих эти характерные особенности, приведем данные о наследовании различных количественных признаков у кукурузы (рис. 19.8), тыквы (рис. 19.9), табака (рис. 19.10), дрозофилы (рис. 19.11), овец (рис. 19.12) и крупного рогатого скота (рис. 19.13).

* П. Ф. Рокицкий. Введение в статистическую генетику, 1978.



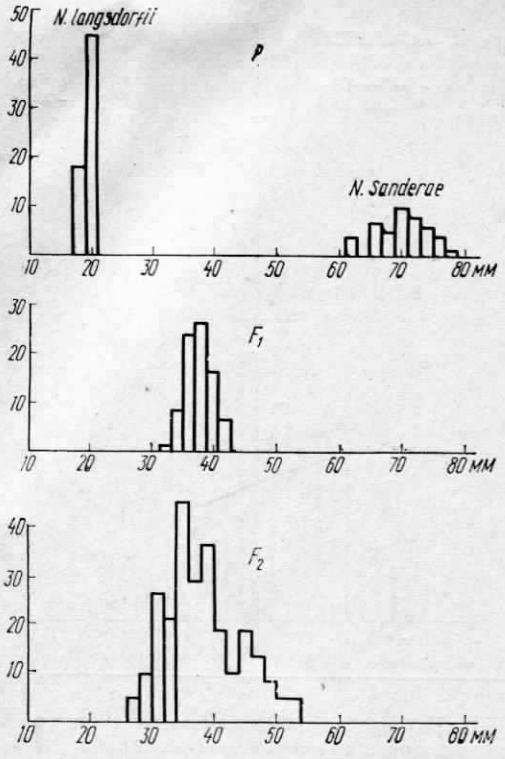
19.8. Наследование длины початка кукурузы при скрещивании длиннопочаткового сорта Черный мексиканец с короткопочатковым сортом Мальчик-с-пальчик (по Исту и Хэйсу, в пересчете Серра).



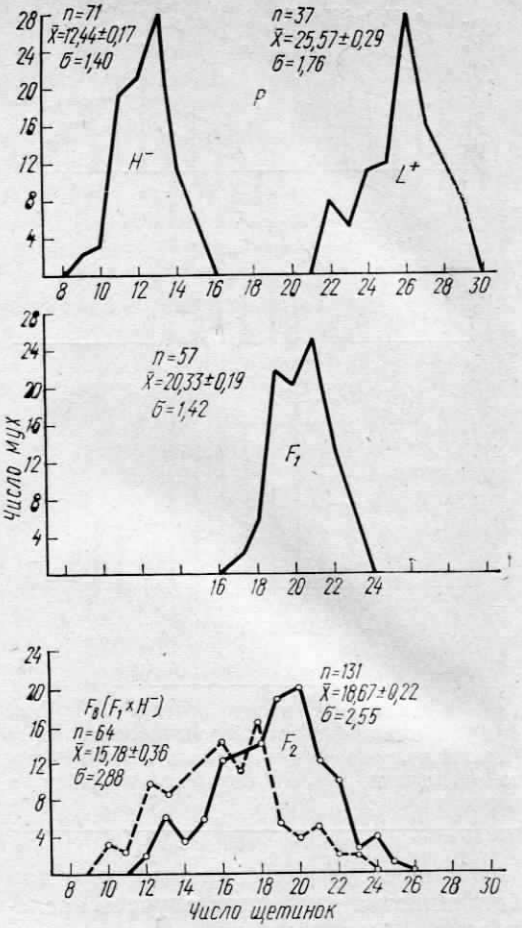
19.9. Наследование формы плодов у фигурной тыквы (признак выражен отношением длины плода к его ширине) (по Синноту и Денну).

Приведенные примеры типичны для большинства изученных случаев наследования количественных признаков. Можно ли объяснить наблюдаемую в них картину, исходя из законов менделизма? Положительный ответ на этот вопрос впервые дали исследования шведского генетика Нильсона-Эле. На основании полученных им результатов, он в 1910 г. выдвинул предположение, согласно которому особенности наследования количественных признаков зависят от того, что признаки эти определяются **полимерными генами** (вкратце мы упоминали о них в главе 4). Правильность этого предположения в дальнейшем была подтверждена многими другими генетиками, изучавшими передачу разнообразных количественных признаков у разных растений и животных, и эта концепция, хотя и с некоторыми изменениями, лежит в основе современных представлений по данному вопросу.

Скрещивая краснозерную мягкую пшеницу с белозерной, Нильсон-Эле установил, что окраска зерен F_1 всегда промежуточна между родительскими и однородна, расщепление же в F_2 различно в зависимости от того, какой краснозерный родитель участвовал в скрещивании. В некоторых случаях среди зерен F_2 наблюдалось расщепление в отношениях 1 очень светло-красное : 2 светло-красным : 1 белому, в других — в отношениях 1 темно-красное : 4 красным : 6 светло-красным : 4 очень светло-красным : 1 белому, в третьих же случаях расщепление было в отношении 63 окрашенных : 1 белому, причем цвет окрашенных зерен варьировал, так что среди них были все переходы от очень темно-красных до очень светло-красных. Эти результаты показали, что красная пигментация зерен развивается в присутствии любого из трех разных генов (обозначим их R_1, R_2 и R_3), а белая окраска присуща зернам, гомозигот-



19.10. Наследование длины венчика при межвидовом скрещивании табака (по Смиту).



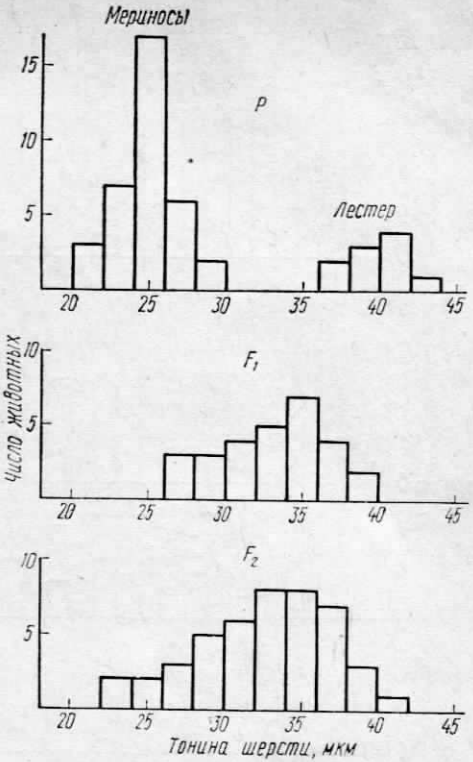
19.11. Наследование числа стерноплевральных щетинок при скрещивании двух линий дрозофилы (H^- и L^+) (по Рокицкому).

На нижнем графике пунктиром показано распределение вариант в потомстве от возвратного скрещивания особей F_1 с линией H^-

ным по аллелям этих генов r_1, r_2 и r_3); при этом все три гена красной окраски обладают примерно одинаковым по силе действием и действие этих генов может суммироваться. Таким образом, все белозерные растения имели генотип $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$, а красные были гомозиготны либо по одному, либо по двум, либо по всем трем полимерным генам красной окраски. В первом случае скрещивание с белозерным растением дает в F_2 моногибридное расщепление 1:2:1, во втором случае расщепление в F_2 будет дигибридное, как это показано в табл. 19.5. Отметим, что генотипически разные особи имеют здесь одинаковые фенотипы. В третьем случае расщепление будет тригибридным и, как нетрудно рассчитать, фенотипические классы F_2 будут находиться в отношениях 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1, т. е. зерна расположатся здесь по интенсивности окраски в биномиальный вариационный ряд, подобный наблюдаемым при наследовании других количественных признаков (рис. 19.14). Таким образом, особенности наследования количественных признаков вполне согласуются с законами Менделя, если исходить из представления, что такие признаки определяются полимерными генами.

В свете этого представления становится понятным и тот факт, что при скрещивании особей, различающихся по какому-нибудь количественному признаку, некоторые потомки в F_2 мо-

гут иметь большее или меньшее значение признака, чем исходные родители. Если оба родителя несут как увеличивающие значение признака гены, так и гены, уменьшающие его значение, то в F_2 вследствие рекомбинации должны появляться потомки, у которых концентрация плюс или минус генов будет выше, чем у родителей. Допустим, что полимерные гены *A*, *B* и *C* увеличивают значение признака, а их аллели *a*, *b* и *c* уменьшают его и что генотип одного родителя *AABBcc* (большее значение признака), а другого — *aabbCC* (меньшее значение признака). Тогда среди особей F_2 некоторые будут иметь генотип *AABBCC* или *aabbcc*; у первых значение признака будет больше, а у вторых — меньше, чем у кого-либо из родителей. Такая возможность раздвинуть границы наследственной изменчивости количественного признака имеет большое практическое значение; во многих случаях этим путем удается выделить из F_2 формы, генотипически и фенотипически более ценные, чем исходные родители.



19.12. Наследование тонины шерсти при межпородном скрещивании овец (по Терго).

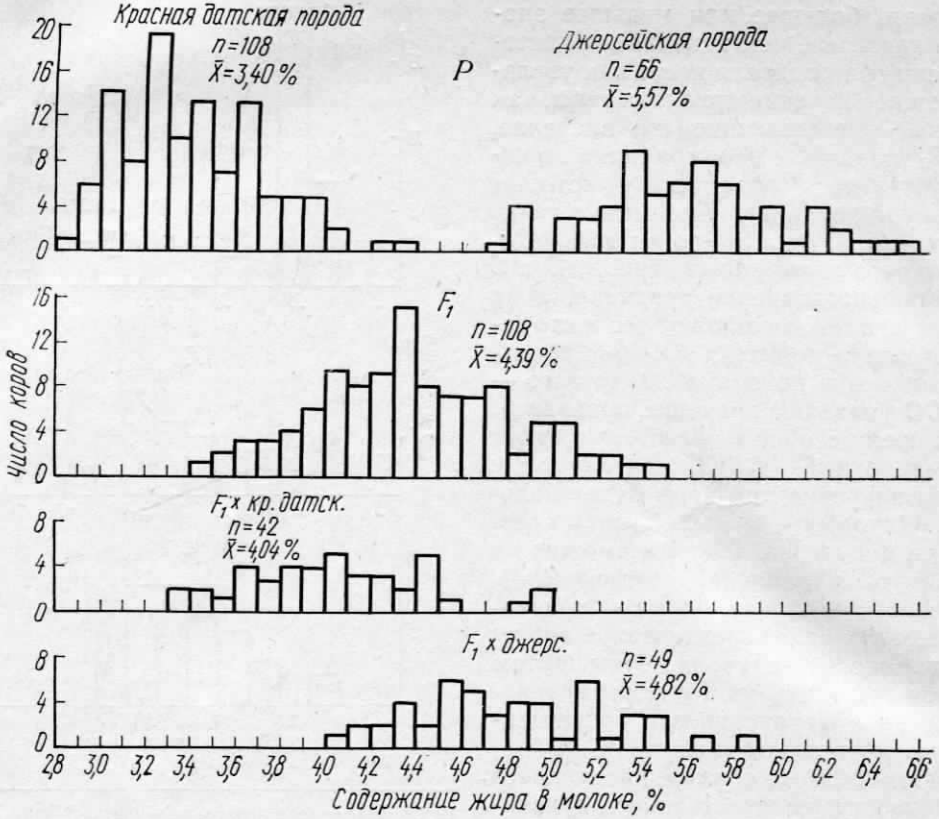
Таким образом, данные, касающиеся изменчивости количественных признаков в F_1, F_2 и F_3, согласуются с представлением, что эти признаки определяются генами, принципиально не отличающимися от генов, обусловливающих качественные признаки и наследующихся так же, как они. Этот вывод подтверждается работами, показывающими что полимерные гены количественных признаков могут быть сцепленными с генами качественных признаков; такое сцепление было найдено, например,

Таблица 19.5

Генотипы и фенотипы F_2 от скрещивания красноозерного растения $R_1R_1R_2R_2$ с белозерным $r_1r_1r_2r_2$

Пыльцевые зерна	Яйцеклетки			
	R_1R_2	R_1r_2	r_1R_2	r_1r_2
R_1R_2	$R_1R_1R_2R_2$ темно-красные	$R_1R_1R_2r_2$ красные	$R_1r_1R_2R_2$ красные	$R_1r_1R_2r_2$ светло-красные
R_1r_2	$R_1R_1R_2r_2$ красные	$R_1R_1r_2r_2$ светло-красные	$R_1r_1R_2r_2$ светло-красные	$R_1r_1r_2r_2$ очень светло-красные
r_1R_2	$R_1r_1R_2R_2$ красные	$R_1r_2R_2r_2$ светло-красные	$r_1r_1R_2R_2$ светло-красные	$r_1r_1R_2r_2$ очень светло-красные
r_1r_2	$R_1r_1R_2r_2$ светло-красные	$R_1r_1r_2r_2$ очень светло-красные	$r_1r_1R_2r_2$ очень светло-красные	$r_1r_1r_2r_2$ белые

Примечание. Число генов красной окраски: у темно-красных зерен — 4, у красных — 3, у светло-красных — 2 и у очень светло-красных — 1.



19.13. Наследование жирномолочности у коров F_1 от скрещивания красной датской и джерсейской пород и у потомков от возвратного скрещивания F_1 с обеими исходными породами (по Вридту).

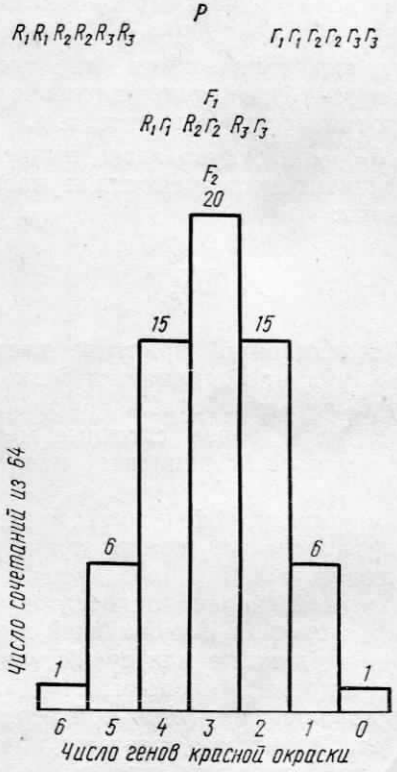
между генами, определяющими окраску семян фасоли и их вес, генами расцветки шерстного покрова и веса мышей, генами цвета и размера плодов томатов и другие, а у гороха был даже продемонстрирован кроссинговер между генами количественного признака (времени зацветания растения) и генами окраски цветков. Еще более точные сведения получены о локализации в разных хромосомах дрозофилы конкретных генов, определяющих число стерноплевральных щетинок. Подробный генетический анализ трех линий дрозофилы, отличающихся по этому количественному признаку (линии *vg*-4, *vg*-6 и Орегон), показал, что линии Орегон и *vg*-4 различаются по двум генам во 2-й хромосоме и одному гену в 3-й хромосоме, влияющим на число стерноплевральных щетинок, а линия *vg*-6 отличается от линии Орегон еще двумя такими генами, лежащими в Х-хромосоме.

Однако более или менее точное выяснение зависимости количественного признака от конкретных генов требует трудоемких исследований и к тому же возможно только у немногих генетически хорошо изученных организмов, у которых имеются линии с хромосомами, маркированными генами, определяющими удобные для наблюдения качественные признаки. Между тем, в практике растениеводства и животноводства постоянно возникает потребность решить, в какой мере изменчивость количественного признака в той или иной группе особей обусловлена генетическими причинами, а в какой — обязана

модификациям, вызываемым окружающими условиями; от решения этого вопроса зависит прогноз эффективности отбора, проводимого по данному признаку. В таких случаях существенную пользу может принести вычисление **коэффициента наследуемости** изучаемого признака, что может быть сделано и без выяснения конкретных генов, определяющих этот признак.

Изменчивость всякого количественного признака в любой группе особей обусловлена совместным действием генетических факторов и разнообразных факторов окружающей среды (совокупность которых объединяют общим понятием **паратипических**). Коэффициент наследуемости представляет величину, показывающую, какова доля генетической компоненты в фенотипической изменчивости изучаемого количественного признака в рассматриваемой группе особей. Фенотипическая изменчивость признака характеризуется средним квадратическим отклонением или квадратом этого отклонения — вариансой (σ^2). Общая фенотипическая варианса (σ^2_P) слагается из вариансы, зависящей от генетического разнообразия особей (σ^2_G), и вариансы, обусловленной паратипическими влияниями (σ^2_E). Отсюда следует, что доля генетической компоненты в общей изменчивости признака может быть выражена отношением $\frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_G + \sigma^2_E} = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_P}$. Это и есть коэффициент наследуемости, обозначаемый обычно h^2. Важно подчеркнуть, что коэффициент наследуемости признака отнюдь не указывает, как иногда ошибочно думают, на относительную роль наследственности (и соответственно среды) в становлении этого признака; как видно из приведенного выше определения, этот коэффициент позволяет судить лишь об удельном весе генотипической изменчивости изучаемого признака в общей его **изменчивости** и притом только в данной конкретной группе особей.

Существует несколько разных способов вычисления коэффициента наследуемости. Самый простой из них основан на сопоставлении изменчивости количественного признака в генетически однородной группе особей с изменчивостью этого же признака в группе особей, взятой из гетерогенной популяции того же вида. Генетически однородную группу получают в результате того, что на протяжении многих поколений размножение осуществляется путем **инбридинга**, т. е. скрещивания близкородственных особей или самоопыления (как будет показано в следующем разделе этой главы, с каждым поколением инбридинга повышается гомозиготность потомков по всем генам). В такой практически гомозиготной группе изменчивость изучаемого количественного признака почти нацело определяется влиянием внешних условий, т. е. здесь $\sigma^2_{P_1} = \sigma^2_E$. В группе особей того же вида, взятой из популяции, не подвергавшейся инбридингу, изменчивость этого же признака обусловливается как



19.14. Распределение зерен F_2 по интенсивности пигментации при скрещивании сортов пшеницы, различающихся по трем парам генов красной окраски зерна.

Таблица 19.6

Коэффициенты наследуемости (h^2) некоторых признаков домашних животных по данным разных авторов

Животные	Признак	Значение h^2 (минимальные — максимальные)
Корова	Удой за лактацию	0,0—0,7
	Процент жира в молоке	0,2—0,9
	Вес при рождении	0,2—0,7
Овца	Настриг чистой шерсти	0,4—0,7
	Тонина шерсти	0.4—0.5
	Плодовитость	0,1—0,2
Свинья	Длина тела	0,3—0,9
	Плодовитость	0,1—0,4
Курица	Яйценоскость	0,1—0,4
	Возраст начала яйценоски	0,1—0,5
	Вес яйца	0,1—0,8

генетической неоднородностью группы, так и паратипическими факторами, т. е. $\sigma^2_{P_2} = \sigma^2_G + \sigma^2_E$. Ясно что разность между фенотипическими вариансами обеих групп будет приблизительно равна генотипической вариансе, т. е. $\sigma^2_{P_2} - \sigma^2_{P_1} = \sigma^2_G$, откуда легко вычислить коэффициент наследуемости изучаемого признака:

$$h^2 = \frac{\sigma^2_G}{\sigma^2_{P_2}}.$$

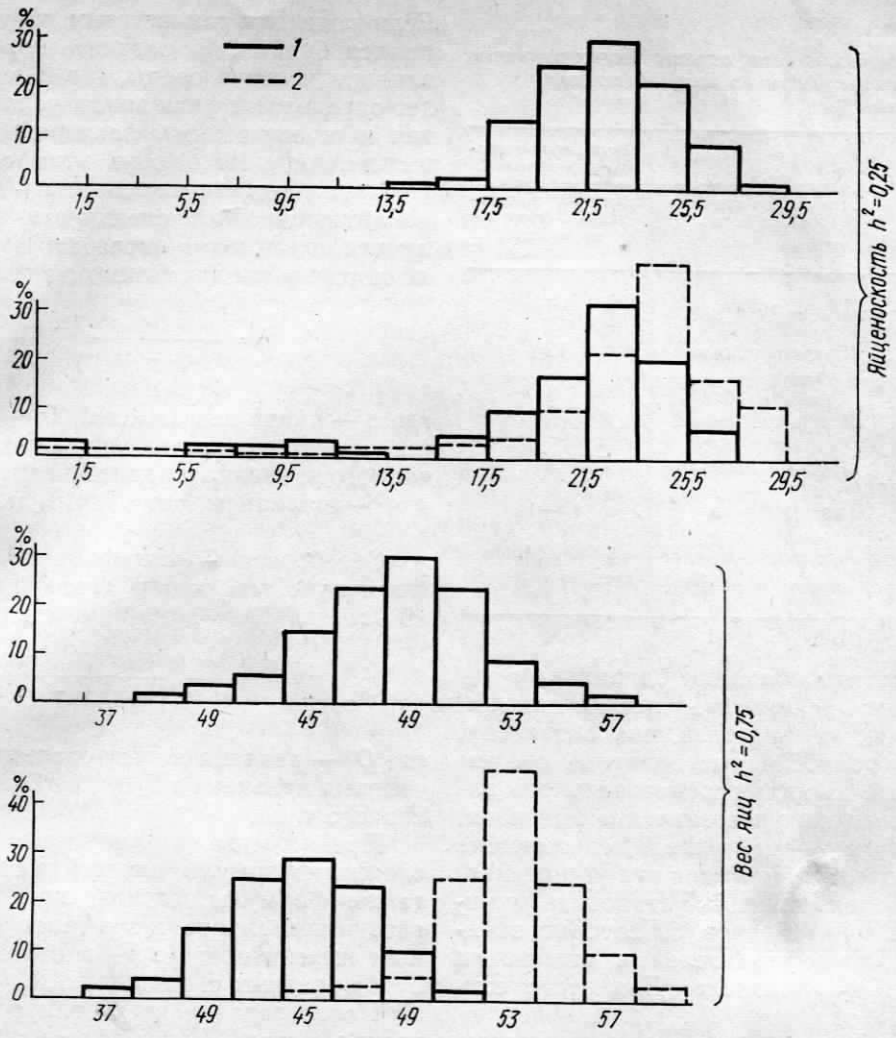
В селекционной практике длительный инбридинг применяется редко, поэтому были разработаны другие более общие, но и более сложные методы вычисления коэффициента наследуемости.

Величина коэффициента наследуемости зависит от многих причин: от природы изучаемого признака, степени генетической неоднородности группы особей, условий окружающей среды. Признаки, важные для существования вида (например, плодовитость), обладают довольно значительной генетической стабильностью, поэтому коэффициент наследуемости для них обычно низок; напротив, он часто относительно высок для признаков, не связанных с воспроизведением. Чем группа однороднее в генетическом отношении, тем ниже в ней коэффициенты наследуемости и, наоборот, значения их возрастают с увеличением генетической гетерогенности. Вследствие этого коэффициенты наследуемости снижаются при инбридинге и тем сильнее, чем продолжительнее и теснее инбридинг. Кроме того, коэффициент наследуемости признака зависит от предшествующего отбора — чем жестче и длительнее проводился отбор по данному признаку, тем более сходными по нему будут особи и тем, следовательно, ниже h^2 этого признака. Наконец, коэффициенты наследуемости, как правило, повышаются при улучшении условий, в которых развиваются организмы, так как это способствует более полному проявлению их генетических потенций.

Из сказанного видно, что коэффициент наследуемости любого признака может сильно варьировать в зависимости от генетических особенностей изучаемой группы особей и от условий, в которых она находится. Поэтому в разных случаях получаются для одних и тех же признаков весьма различные значения коэффициентов наследуемости, примеры чему приведены в табл. 19.6.

В селекционной практике вычисление коэффициента наследуемости имеет значение, главным образом, для прогнозирования эффективности отбора по тому или иному признаку: чем выше этот коэффициент в изучаемой группе особей, тем больше шансов, что отбор приведет у потомков к сдвигу признака в желаемую сторону. Рис. 19.15 иллюстрирует такую зависимость эффективности отбора от коэффициентов наследуемости двух признаков кур — яйценоскости, характеризовавшейся в изучаемой группе низким коэффициентом наследуемости, и веса яиц, для которого коэффициент наследуемости был здесь высоким. Отбор был почти безрезультатным по яйценоскости и весьма успешным по весу яиц.

В своем первоначальном виде теория полимерных генов предполагала, что всякий количественный признак определяется взаимодействием нескольких промежуточно наследующихся и аддитивно действующих генов, обладающих



19.15. Зависимость эффективности отбора у кур (по яйценоскости и весу яйца) от коэффициента наследуемости (по Лернеру): ординаты — % вариант, абсциссы — значение признака
1 — дочери худших матерей; *2* — дочери лучших матерей.

примерно одинаковым влиянием на этот признак. Дальнейшие исследования показали, что на самом деле полимерные гены, определяющие какой-либо признак, часто различаются по силе своего действия на него; кроме того, взаимоотношения полимерных генов могут быть неаддитивными и нередко осложняются явлениями доминирования или эпистаза, а также присутствием более слабых и трудно учитываемых генов-модификаторов.

Выше уже отмечалось, что определить точное число генов, обусловливающих различие скрещиваемых форм по количественному признаку, удается только у очень немногих генетически хорошо изученных организмов, у которых, как например у дрозофилы, все хромосомы маркированы сигнальными генами. В остальных случаях составить себе некое представление о числе генов, определяющих различие скрещиваемых форм по количественному признаку, можно только прибегнув к некоторым упрощениям, а именно, предположив,

Таблица 19.7

Данные о числе генов, определяющих различие скрещиваемых форм по количественным признакам

Объект	Признак, по которому отличались скрещиваемые формы	Минимальное число пар аллелей, определяющих различие скрещиваемых форм по изучаемому признаку
Кукуруза	Длина початка	4
Табак	Длина трубки венчика	12
Пшеница	Высота стебля	3
Томат	Длина семядолей	1 и 2 (для разных пар линий)
Мышь	Площадь пегих пятен	4
Мышь	Размеры тела	11—14
Курица	Размеры тела	4
Дрозофила	Число стерноплевральных щетинок	4,6 и 8 (для разных пар линий)

что эти гены обладают одинаковым аддитивным действием — нет ни доминирования, ни эпистаза, ни сцепления, а оба родителя гомозиготны, причем у одного из них сосредоточены все аллели, повышающие значение признака, а у другого — все аллели, снижающие это значение. Допустив эти упрощения, можно приближенно установить минимальное число генов, от которых зависит различие родителей в отношении изучаемого признака. Для этого есть два подхода.

Во-первых, можно исходить из того, что доля потомков F_2, подобных одному из родителей, позволяет судить о числе генов, которыми эти родители различались. Так, если различие между ними определялось одной парой аллелей, то 1/4 потомков будет подобна одному из родителей; при двух парах аллелей эта доля будет 1/16, при трех парах — 1/64 и т. д. Другими словами, доля потомков в F_2, у которых изучаемый признак выражен так же, как у одного из родителей, составляет в среднем $1/4n$, где n — число пар аллелей, по которым родители отличаются друг от друга.

Во-вторых, для установления числа генов, по которым различаются родители, можно использовать сравнение варианс изучаемого признака в F_1 и F_2. Если родители гомозиготны, то эта варианса будет в F_1 зависеть только от влияния условий среды, а в F_2 она будет определяться как этими условиями, так и генетическими факторами (расщеплением). Исходя из этих соображений, американские генетики У. Кастл и Райт предложили следующую формулу для нахождения числа пар аллелей, по которым различаются родители:

$$n = \frac{D^2}{8(\sigma^2_{F_2} - \sigma^2_{F_1})},$$

где n — число пар аллелей, D — различие между средними значениями изучаемого признака у родительских групп, а σ^2 — варианса этого признака в F_1 и F_2.

Серебровский модифицировал эту формулу с тем, чтобы исключить возможное влияние доминирования:

$$n = \frac{3D^2 - 4DD_1 + 4D_1^2}{16(\sigma^2_{F_2} - \sigma^2_{F_1})},$$

где D_1 — разница между средними значениями признака в F_1 и у особей рецессивного типа.

Предложены и некоторые более сложные формулы для той же цели, а также формулы, позволяющие оценивать минимальное число генов по данным изменчивости в F_1 и в потомстве от возвратных скрещиваний.

Использование всех этих статистических методов позволило установить для ряда организмов минимальное число пар генов, определяющих различия скрещиваемых форм по количественным признакам. Вопреки ранее распространенному мнению оказалось, что такие различия в большинстве случаев определяются лишь относительно немногими генами, что и иллюстрируют примеры, приведенные в табл. 19.7.

То, что у дрозофилы различие линий по числу стерноплевральных щетинок определяется немногими генами, полностью согласуется с результатами упомянутых выше опытов, в которых определяли не минимальное, а фактическое число таких генов. Сходные данные о сравнительно небольшом фактическом числе генов получены и для различий

линий дрозофилы по ряду других количественных признаков, а также для подобных различий у некоторых других организмов. Поэтому можно полагать, что минимальное число генов, обнаруженное с помощью упомянутых статистических методов, в общем довольно близко к истинному.

Системы скрещивания и их генетические следствия. Все системы скрещивания могут быть разделены по своим генетическим следствиям на два основных типа: скрещивания между родственными и между неродственными особями.

Как уже указывалось, инбридинг *— это скрещивание между родственными особями. В зависимости от степени родства скрещиваемых особей инбридинг может быть в разной мере тесным. Самый тесный из возможных видов инбридинга — самооплодотворение, широко распространенное среди растений, но встречаемое лишь у относительно немногих видов животных. У перекрестнооплодотворяющихся организмов наиболее тесный инбридинг — это скрещивания братьев с сестрами или родителей с детьми; несколько менее тесен инбридинг при скрещивании двоюродных братьев и сестер или племянников с дядьями и тетками; при более же отдаленном родстве скрещивающихся особей инбридинг становится соответственно еще менее тесным.

Первое важное генетическое следствие инбридинга состоит в **повышении с каждым поколением гомозиготности потомков.** Рассмотрим это на примере самого тесного инбридинга — самооплодотворения. Представим себе, что должно произойти при размножении группы строго самоопыляющихся растений, составленной из особей, гетерозиготных по паре аллелей *A-a*. Допустим при этом, что шансы выживания и оставления потомства одинаковы у растений всех трех возможных в потомстве генотипов, т. е. отбор отсутствует. В результате расщепления F_1 будет состоять из 25% особей *AA*, 50 особей *Aa* и 25% особей *aa*. Гомозиготы *AA* и *aa* дадут в следующем поколении только подобных себе гомозигот, в потомстве же гетерозигот снова произойдет расщепление, поэтому соотношение растений трех генотипов в F_2 будет 37,5% *AA* : 25% *Aa* : 37,5% *aa*. Рассуждая таким же образом, найдем, что в F_3 это соотношение будет 43,75% *AA* : : 12,5% *Aa* : 43,75% *aa*, а в F_4 — 46,875% *AA* : 6,25% *Aa* : 46,875% *aa*. Другими словами, в каждом поколении, полученном самоопылением, доля гетерозигот будет уменьшаться вдвое по сравнению с предыдущим поколением, составляя в *n*-м поколении $(1/2)^n$ от доли гетерозигот в исходной родительской популяции. Разные формы менее тесного инбридинга, например, скрещивание братьев с сестрами, двоюродных родственников и т. д., тоже с каждым поколением повышают гомозиготность потомства, хотя и медленнее, чем самооплодотворение (рис. 19.16). Постепенная гомозиготизация потомков в результате инбридинга происходит по всем независимо наследующимся генам, по которым гетерозиготна исходная популяция, но процесс этот замедляется по мере возрастания числа таких генов, как показано на рис. 19.17. Гомозиготизация может ускориться, если среди генов, по которым гетерозиготна исходная популяция, есть принадлежащие к одной группе сцепления и они находятся в цис-положении $\left(\frac{AB}{ab}\right)$ и, наоборот, гомозиготизация сцепленных генов затрудняется, если у исходных гетерозигот они были в транс-положении $\left(\frac{Ab}{aB}\right)$; понятно, что эти влияния сцепления генов на темп гомозиготизации тем сильнее, чем ближе гены лежат друг к другу в хромосоме, т. е. чем реже они разъединяются кроссинговером.

Самооплодотворение (в частности, самоопыление у растений) приводит к почти полной гомозиготизации (99,9%) уже в 10-м поколении. При скрещива-

* Английское слово «инбридинг» (inbreeding), широко употребляемое в мировой, в том числе советской генетической и селекционной литературе, буквально означает «разведение в себе». В прежнее время в нашей литературе по генетике и селекции растений часто употреблялся однозначный немецкий термин «инцухт» (Inzucht), но и там его теперь почти полностью вытеснил термин «инбридинг».

Из книги: Дубинин Н.П. Общая генетика. 1986 г

9

ГЕНЕТИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

В 1908 г. Г. Нильссон-Эле открыл принцип полимерного наследования. Явление полимерии состоит в том, что развитие признаков, чаще всего количественных, обеспечивается активностью ряда однозначно действующих генов. Много внесли в развитие этого направления исследования, проведенные в 1910—1916 гг. А. Лангом, Е. Истом, в 1933 г. Дж. Расмуссеном и в 1941 г. К. Мазером.

Установление принципа полимерии имело большое значение для науки. Оно показало, что менделевская наследственность наряду с качественными особенностями охватывает и все наследственные количественные различия организмов. Среди количественных различий мы находим многие признаки рас и видов, а также главные хозяйственные особенности животных и растений, такие, как урожайность, продуктивность, выход шерсти, яйценоскость, оплата корма и т. д. У человека количественная наследственность относится к весу, степени пигментации кожи, склонности и предрасположенными к тем или иным заболеваниям и т. д.

Большой вклад в теорию полимерного наследования внес Мазер, который широко применил в этой области новые статистические методы анализа. Мазер предложил термин «полигены». Сейчас широко распространен термин «полигенная наследственность».

Количественные признаки в своем выражении во многом зависят от действия на особь внешних факторов, и здесь особенно остро стоит проблема соотношения генотипической и фенотипической изменчивости. Сущность действия полигенов на количественный признак связана с тем, что каждый из них в отдельности влияет на развитие признака слабо, так что для эффективного выражения количественного признака требуется целая система полигенов. Для описания количественной изменчивости широко применяют статистику. При всем этом в основе полигенной наследственности лежат дискретные единицы — гены, которые в своем наследовании подчиняются законам Менделя.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПОЛИМЕРНЫХ ПРИЗНАКОВ У КУКУРУЗЫ

Рассмотрим принцип менделевского наследования в условиях тригибридного расщепления по генам, влияющим на число рядов зерен в початке кукурузы. Генетический анализ показал, что восемь рядов зерен на початке кукурузы развиваются при наличии шести рецессивных полимерных (однозначных) генов в виде трех пар аллелей $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$. Растения с генотипом $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ имеют 20 рядов. Примем, что каждый из доминантных генов (безразлично, какой пары) независимо от его гомо- или гетерозиготности определяет развитие двух лишних рядов по сравнению с восемью рядами, которые свойственны растениям с генотипом $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$. Проследим ход наследования количества рядов в двух поколениях после скрещивания кукурузы, имеющей в початках 20 рядов зерен, с кукурузой, имеющей восемь рядов:

P $A_1A_1A_2A_2A_3A_3 \times a_1a_1a_2a_2a_3a_3$
20 рядов 8 рядов

F_1 $A_1a_1A_2a_2A_3a_3$
14 рядов

F_2 $27A_1A_2A_3 : 9A_1A_2a_3 : 9A_1a_2A_3 : 9a_1A_2A_3 : 3A_1a_2a_3 : 3a_1A_2a_3 : 3a_1a_2A_3 : 1a_1a_2a_3$.

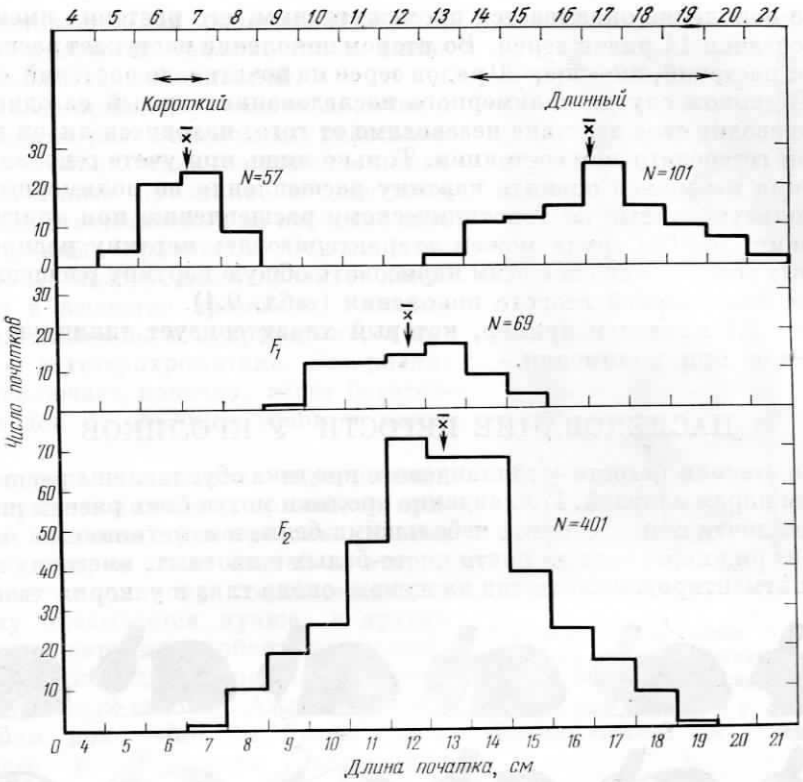


Рис. 9.1. Наследование количественных признаков у кукурузы (по Р. Эмерсону, Е. Исту)

Верхний ряд — характеристика исходных родительских форм и изменчивости их признаков: F_1 — изменчивость по длине початка среди гибридов первого поколения; F_2 — то же, среди растений второго поколения; N — число изученных початков; $\bar{x}$ — средняя, характеризующая данный ряд изменчивости

Таблица 9.1

Расщепление в F_2 при тригибридном скрещивании

Число особей из 64	Генотип	Число полимерных доминантных генов	Число рядов	Число рядов суммарно	Число особей из 64	Число особей из 64	Генотип	Число полимерных доминантных генов	Число рядов	Число рядов суммарно	Число особей из 64
1	$A_1A_1A_2A_2A_3A_3$	6	20			4	$A_1a_1A_2a_2a_3a_3$	2	12		
2	$A_1A_1A_2A_2A_3a_3$	5	18			2	$A_1a_1a_2a_2A_3A_3$	3	14		
1	$A_1A_1A_2A_2a_3a_3$	4	16			4	$A_1a_1a_2a_2A_3a_3$	2	12		
2	$A_1A_1A_2a_2A_3A_3$	5	18			2	$A_1a_1a_2a_2a_3a_3$	1	10		
4	$A_1A_1A_2a_2A_3a_3$	4	16			1	$a_1a_1A_2A_2A_3A_3$	4	16		
2	$A_1A_1A_2a_2a_3a_3$	3	14			2	$a_1a_1A_2A_2A_3a_3$	3	14		
1	$A_1A_1a_2a_2A_3A_3$	4	16			1	$a_1a_1A_2A_2a_3a_3$	2	12		
2	$A_1A_1a_2a_2A_3a_3$	3	14	20	1	2	$a_1a_1A_2a_2A_3A_3$	3	14		
1	$A_1A_1a_2a_2a_3a_3$	2	12	18	6	4	$a_1a_1A_2a_2A_3a_3$	2	12		
2	$A_1a_1A_2A_2A_3A_3$	5	18	16	15	2	$a_1a_1A_2a_2a_3a_3$	1	10		
4	$A_1a_1A_2A_2A_3a_3$	4	16	14	20	1	$a_1a_1a_2a_2A_3A_3$	2	12		
2	$A_1a_1A_2A_2a_3a_3$	3	14	12	15	2	$a_1a_1a_2a_2A_3a_3$	1	10		
4	$A_1a_1A_2a_2A_3A_3$	4	16	10	6	1	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$	0	8		
8	$A_1a_1A_2a_2A_3a_3$	3	14	8	1						

Первое поколение оказывается промежуточным, его растения имеют на початках в среднем 14 рядов зерен. Во втором поколении наступает расщепление, начиная от растений, имеющих 20 рядов зерен на початке, до растений с восемью рядами. В данном случае полимерного наследования каждый из однозначных генов производит свое действие независимо от того, находится ли он в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. Только лишь при учете генотипического расщепления мы можем оценить картину расщепления по полимерным факторам. Используя данные по генотипическому расщеплению при тригибридном скрещивании, мы без труда можем охарактеризовать картину распределения полимерных генов и в связи с этим нарисовать общую картину расщепления по фенотипам среди особей второго поколения (табл. 9.1).

На рис. 9.1 приведен пример, который характеризует типичную картину наследования при полимерии.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПЕГОСТИ У КРОЛИКОВ

Разные степени пегости у голландского кролика обусловлены расщеплением по четырем парам аллелей. Голландские кролики могут быть разной расцветки, начиная от почти одноцветного с небольшими белыми отметинами на носу и лапах и через ряд переходов до почти чисто-белых животных, имеющих лишь небольшие пигментированные пятна на щеках, около глаз и у корня хвоста. При

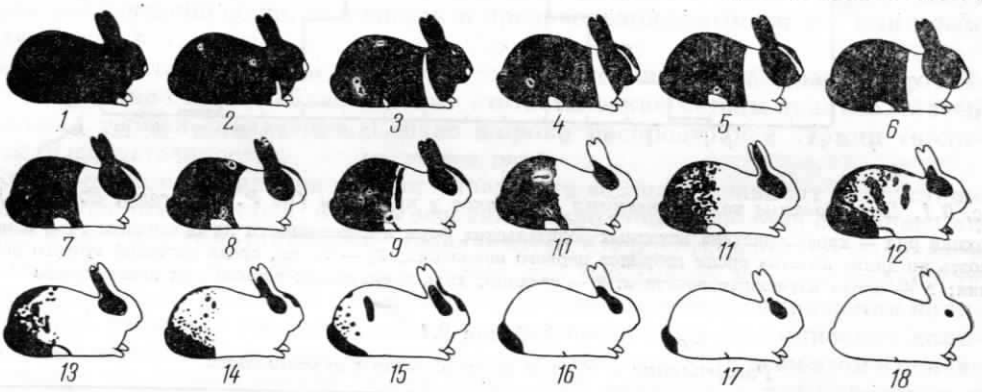


Рис. 9.2. Изменчивость пегости у кроликов (1—18), обусловленная различными комбинациями полимерных генов и серией аллелей (по В. Каслю)

этом у кроликов часто проявляется гетерохромия глаз. Полностью окрашенные животные гомозиготны по четырем доминантным однозначным аллелям — $A_1A_1A_2A_2A_3A_3A_4A_4$. Белые голландские кролики гомозиготны по четырем рецессивным парам аллелей — $a_1a_1a_2a_2a_3a_3a_4a_4$. Все разнообразие степеней проявления пегости у голландских кроликов (рис. 9.2) обусловлено разными сочетаниями доминантных и рецессивных генов из этих четырех пар аллелей.

ОБЩАЯ КАРТИНА ПОЛИМЕРИИ И ТРАНСГРЕССИЯ

Сложность расщеплений по количественным особенностям нарастает по мере увеличения числа расщепляющихся пар полимерных генов. Табл. 9.2 дает эту картину для расщеплений от моногибридного до пентагибридного скрещивания. Имеются данные, что наряду с полимерными генами, локализованными в разных локусах разных хромосом, для наследования количественных признаков большое значение имеет явление множественного аллелизма. Соотношение между собой аллелей внутри данной серии аллелей может оказывать большое влияние на количественные признаки. Наследование пегости у кроли-

ков обусловлено как разнолокализованными полимерными генами, так и влиянием множественных аллелей.

К. Мазер предложил ввести понятие о существенных различиях между действием «главных генов», оказывающих влияние на качественные признаки, и действием полигенов, ответственных за наследование количественных признаков. Эти системы генов, по К. Мазеру, имеют разную локализацию в веществе хромосом. Главные гены локализованы в эухроматине, а полигены — в гетерохроматине. Это различие не исключает, конечно, всего богатства переходов от обычных генов к полигенам.

При определенных типах скрещивания наследование полимерных признаков приводит к явлению трансгрессии. В этом случае некоторое число особей во втором поколении по данному количественному признаку оказывается лучше, а другая часть оказывается хуже обоих родителей. Так, при дигибридном скрещивании, если родители имели генотип AAaa и AABB, во втором поколении мы будем иметь следующее распределение полимерных факторов:

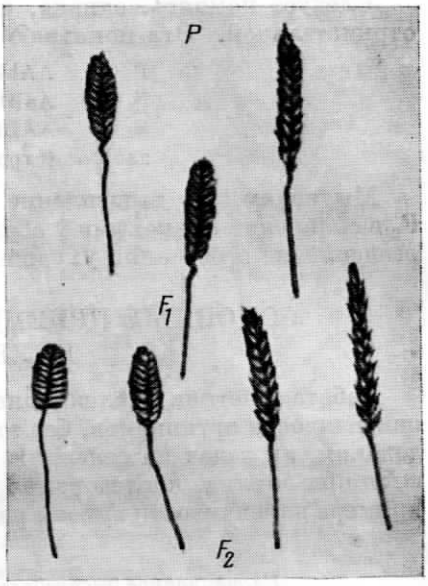


Рис. 9.3. Трансгрессия при расщеплении в F_2 после скрещивания компактного и сверхкарликового сортов пшениц

У некоторых растений в F_2 эти признаки выражены сильнее, чем у родителей

Генотипы P	AAbb	×				aaBB				
Количество доминантных факторов	2					2				
F_1			AaBb							
Количество доминантных факторов			2							
F_2										
Количество доминантных факторов	4		3		2		1		0	
Количество особей (соотношение)	1		4		6		4		1	

Вполне понятно значение трансгрессии (рис. 9.3) для селекционеров растений и животных. Отбор в этих случаях нацелен на сохранение и упрочение групп организмов с наибольшим количеством полезных полимерных генов.

Таблица 9.2

Число классов особей в расщеплениях при разных степенях полимерии

Число расщепляющихся пар полимерных аллелей	Число полимерных факторов по сравнению с их наличием (n) у гетерозиготы											Число классов генотипов
	−5	−4	−3	−2	−1	n	+1	+2	+3	+4	+5	
1					1	2		1				4
2				1	4	6	4	1				16
3			1	6	15	20	15	6	1			64
4		1	8	28	56	70	56	28	8	1		256
5	1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	1024

Следует помнить, однако, что трансгрессия может быть положительной и отрицательной. Эти понятия могут быть пояснены на таком примере:

P	AAbb×aaBB
F_1	AaBb
F_2	AABB (положительная трансгрессия)
aabb	(отрицательная трансгрессия)

Мы видим, что выщепление генотипа AABB улучшило признаки особи в F_2 в сравнении с таковыми у обоих родителей и у особи в F_1. С другой стороны, выщепление особи aabb ухудшило признаки ряда особей в F_2.

ОСНОВНЫЕ ПРИЕМЫ СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЯВЛЕНИЙ ПОЛИМЕРИИ

Работа генетика и селекционера требует количественного описания и оценки изменчивости организмов, без этого нельзя решать ни задач по анализу наследования, ни задач по селекции. Приведем основы методов, которые используются при анализе наследования количественных особенностей. Сделаем это на примере изменчивости высоты растений кукурузы в пределах линии. В табл. 9.3

Таблица 9.3

Вариационное распределение 1000 растений кукурузы по их росту

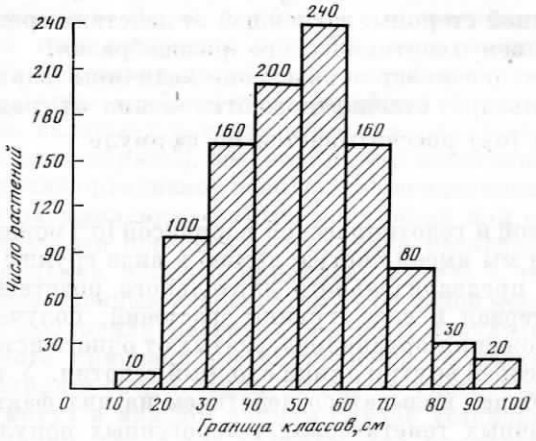
Границы, классов, см	x — средняя для класса	f — число особей в классе	fx	fx^2
100,0—109,9	105	0	0	0
90,0—99,9	95	20	190	18 050
80,0—89,9	85	30	2 550	216 750
70,0—79,9	75	80	6 000	450 000
60,0—69,9	65	160	10 400	676 000
50,0—59,9	55	240	13 200	726 000
40,0—49,9	45	200	9 000	405 000
30,0—39,9	35	160	7 400	259 000
20,0—29,9	25	100	2 500	62 500
10,0—19,9	15	10	150	2 250
0,0—9,9	5	0	0	0
		$\Sigma f = 1000$	$\Sigma fx = 51\,390$	$\Sigma fx^2 = 2\,815\,550$

приводятся данные по изменчивости роста 1000 растений. Рост растений разбит на 11 классов с интервалом 10 см длины стебля.

Наибольшее число растений (240) падает на класс, где рост в среднем равен 55 см, т. е. находится в интервале между 50,0—59,9 см. Этот класс, содержащий наибольшее число изученных индивидуумов, называют модальным классом. Для взвешивания отклонений от средней величины получаем произведения fx и fx^2 и их суммы Σfx и Σfx^2. Средний рост обозначается как $\bar{x}$. Эта величина рассчитывается путем отнесения величины Σfx к общему числу растений (Σf):

$$\bar{x} = \frac{51390}{1000} = 51{,}39 \text{ см}.$$

Графическое изображение распределения высоты растений по изучаемому вариационному ряду дано на рис. 9.4. В этом случае мы встречаемся с распределением, близким к нормальному, которое отвечает распределению членов бинома Ньютона. Однако вариабельность вокруг средней может быть и иной. На рис. 9.5 мы видим, что одна популяция имеет гораздо меньший размах изменчивости сравнительно с размахом у другой.



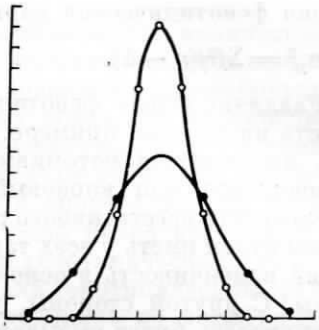


Рис. 9.4. Распределение высоты растений по вариационному ряду табл. 9.3

Рис. 9.5. Две популяции с разным размахом изменчивости
По оси абсцисс — величина признака, по оси ординат — число генотипов

Размах изменчивости, характер распределения вариантов вокруг средней оцениваются с помощью стандартного отклонения, обозначаемого буквой σ. Расчет стандартного отклонения ведется по формуле

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma f x^2 - (\bar{x})^2 \Sigma f}{\Sigma f - 1}}.$$

Для оценки стандартного отклонения от среднего, в нашем случае равного 51,39 см, расчет величины σ будет иметь такой вид:

$$\sigma = \sqrt{\frac{2815550 - (51{,}39^2 \times 1000)}{1000 - 1}} = \sqrt{\frac{174618}{999}} = \sqrt{174{,}80} = 13{,}3.$$

Распределение вариантов вокруг средней в пределах, измеряемых величиной стандартного отклонения, имеет такой вид:

$x \pm 1\sigma$	(68,0%)	$x \pm 2{,}5\sigma$	(99,0%)
$x \pm 2\sigma$	(96,8%)	$x \pm 3\sigma$	(99,7%)

Таким образом, в пределах 2σ расположена основная масса вариационной кривой, а в пределах 3σ практически расположены все варианты кривой.

Возможная ошибка при расчете среднего учитывается с помощью его стандартной ошибки ($\sigma\bar{x}$) по формуле

$$\sigma\bar{x} = \sigma/\sqrt{n}.$$

В работе селекционеров и генетиков при выборе генотипически лучших экземпляров из данного сорта или породы или лучшей линии среди их групп часто встречается серьезное препятствие. Дело в том, что изменчивость при наследовании количественных признаков непрерывна и во многом зависит не только от генотипа, но и от действия условий внешней среды. Последние, изменяя особенности развития особи, могут маскировать ценные генотипы. Так, например, для приведенного выше случая с расщеплением по количеству рядов зерна на початках кукурузы представим, что растения с генотипами $A_1A_1a_2a_2A_3A_3$ или $A_1a_1A_2a_2A_3A_3$, попав случайно в хорошие условия, смогли образовать число рядов в початках не меньшее, чем растения с генотипом $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$, рост которых проходил в обычных условиях. Естественно, что в этом случае отбор лучших по фенотипу растений приведет к снижению среднего

числа рядов зерна на початке в потомстве. Встает вопрос об учете соотносительного значения изменчивости, с одной стороны, зависящей от действия среды, и, с другой — определяемой влиянием генотипического разнообразия.

В этом случае решающее значение имеет определение величины вариансы (σ^2), которая представляет собой квадрат стандартного отклонения от среднего. Общая фенотипическая варианса (σ_P^2) рассчитывается по формуле

$$\sigma_p^2 = \Sigma f^2/(n-1).$$

Различие между фенотипической и генотипической вариансой (σ^2) можно пояснить на простом примере. Если мы имеем чистую линию в виде группы особей, являющихся потомками от предварительного длительного родственного размножения, или клоновый материал в виде группы растений, полученных в результате вегетативного размножения организмов, взятых от одного источника, мы будем иметь у всех таких особей внутри линий сходный генотип. У таких линий изменчивость в основном будет вызываться действием на них факторов среды. С другой стороны, у обычных генетических гетерогенных популяций изменчивость будет вызываться как действием факторов среды, так и проявлением генетического разнообразия признаков в популяции. Вполне очевидно, что разница вариации между такими двумя популяциями будет характеризовать генетическую компоненту в популяции, обладающей генетическим разнообразием. Так, если в популяции I (чистая линия) варианса равна 0,4, а в гетерогенной популяции II она равна 0,6, то генотипическая варианса в популяции II равна 0,2. Таким образом, в наследственной гетерогенной популяции от всего объема изменчивости генотипическая изменчивость соответствует 33%, а компонента действия среды вызывает 67% изменчивости.

Определение коэффициента наследуемости является одним из главных элементов предвидения того, насколько будет успешен отбор по данному признаку в практической работе по улучшению растений и животных.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ И НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Рассматривая влияние систем полигенов на развитие количественных признаков, мы ограничивались случаями кумулятивного (аддитивного) эффекта однозначных факторов, когда наследственная изменчивость определяется только количеством полигенов, действующих по принципу кодоминантности, вне зависимости от явлений доминантности или рецессивности. Эта форма генетической детерминации количественных признаков является лишь компонентой в общей системе полигенов. Варианса, измеряющая изменчивость по аддитивным полигенам, получила название аддитивной — σ_A^2.

Вторым компонентом общей генотипической вариансы является изменчивость количественных признаков, идущая на основе доминантных полигенов. Доминантная варианса имеет обозначение σ_D^2. При наличии доминантной вариансы гибриды оказываются не промежуточными, а более похожими на одного из родителей. У кремнистой кукурузы доминантная варианса определяет характер наследования урожайности, диаметр початков и длину листовой обертки. В то же время такие признаки, как высота растения и длина початка, в своем наследовании определяются аддитивной вариансой.

Разные формы взаимодействия генов по типу комплементарных генов, супрессорных генов и других также оказывают заметное влияние на генетику количественных признаков. В этом случае мы имеем неаллельную вариансу σ_H^2.

В целом фенотипическая варианса имеет сложный состав, она равна сумме всех форм генотипической вариансы и вариансы среды (σ_E^2):

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_H^2 + \sigma_E^2.$$

Своеобразная картина наследования имеет место у количественных признаков объемов. В этом случае мы встречаемся с признаком, зависящим от показателей трех измерений (ширины, высоты, длины). Полигены определяют рост таких признаков по геометрической прогрессии — 3, 9, 27, 81 и т. д. Каждый из полигенов действует на линейный признак, например на длину, но его действие включается в произведение радиусов.

Таким образом, мы видим, что наследование большинства количественных различий организмов основано на менделировании целых комплексов полигенов. При расщеплениях внутри популяций или семей возникают разнообразные генотипы, что обеспечивает наличие наследственных основ для разнообразного проявления данного признака. Вместе с тем фенотипические отклонения по количественным особенностям в большой мере зависят от условий среды, в которых проходило развитие особи. В результате при анализе любого количественного признака мы встречаемся со слитым в одно целое взаимодействием генотипа и среды. Лишь опыты по унаследуемости генотипической компоненты (h^2) могут в каждом данном случае установить роль генотипического фактора. Очевидно, что в тех случаях, где проявление признаков не модифицируется влиянием среды, например при исследовании группы крови, мы наблюдаем только генотипическую изменчивость. Здесь величина h^2 равна единице. В том случае, если изменчивость признака обусловлена только влиянием среды, величина h^2 будет равна нулю. Если проявление данного признака наполовину определяется различиями в генотипе, а наполовину — влиянием среды, h^2 будет равно 0,50, или 50%.

Зная происхождение данной группы организмов, можно суммарно оценить их генотипическую общность. Так, поскольку каждый из потомков данной пары особей получает половину генов от каждого из родителей, их генетическая корреляция с родителями равна 0,5. Идентичные близнецы имеют одинаковый генотип, генетические корреляции между ними равны 1. Корреляция между детьми в одной семье (сибсами) равна 0,5, между двоюродными (полусибсы) равна 0,25 и т. д. При анализе соотношения генотипических и фенотипических корреляций в данной группе организмов установление величины наследуемости идет по формуле $h^2 = rp/rg$, где rp — коэффициент фенотипической и rg — коэффициент генотипической корреляции. Так, если коэффициент корреляции по величине яиц среди несушек полных сестер равен 0,375, то величина наследуемости будет равна 0,75 (0,375/0,500).

Знание величины наследуемости данного признака очень важно при разработке путей его улучшения через селекцию. Определение коэффициента наследуемости (h^2) для ряда домашних животных дает следующее: у крупного рогатого скота вес при рождении наследуется на 40—50%, у овец длина шерсти — на 25%, у свиней вес тела — на 30%, молочность коров — на 30% и т. д.

ГЕНЫ-МОДИФИКАТОРЫ. СЦЕПЛЕНИЕ. АЛЛЕЛИ

В том случае, когда развитие признака особи контролируется определенным геном, дающим общую возможность развития данного признака, мы можем назвать его главным геном. Те полимерные факторы, которые, взятые по отдельности, только слабо модифицируют выражение главного гена, получили название генов-модификаторов. Однако эти гены-модификаторы могут иметь и собственное действие, тогда они проявляют его также в отсутствие главного гена.

Однако описан и другой тип генов-модификаторов, получивших название специфических модификаторов. Специфические гены-модификаторы способны влиять на развитие признака только в присутствии главного гена. Поскольку процессы развития идут на основе широкого взаимодействия генов, вполне естественно, что каждый ген, помимо своей способности действовать самостоятельно, выступает, в той или иной мере, или как неспецифический, или как специфический модификатор действия других генов.

Понятие о генах-модификаторах во многом совпадает с понятием о полигенах. К. Мазер полагает, что полигены складываются в полигенные системы в пределах отдельных хромосом и их участков. Благодаря наличию как плюс-, так и минус-модификаторов в каждой из оппозитных хромосом обеспечивается сбалансированная полигенная система. В этих условиях прохождение кроссинговера может служить источником появления широкой изменчивости по количественным признакам. Укажем, что при анализе наследования веса плода у томатов обнаружено действие на плод 40 полигенов. При этом в 1932 г. Е. Линдстром и другие показали, что среди 40 генов можно выделить главные гены, контролирующие признак.

Всего у томатов 12 хромосом. В этих условиях расщепление отклоняется от законов независимого сочетания генов между собой. Отдельные группы сцепления будут содержать сбалансированные наборы полигенов. В пределах хромосомы, как показал в 1959 г. Хансон, полигены могут образовывать блоки, внутри которых кроссинговер происходит редко. Такие блоки, по анализу А. А. Жученко, сделанному в 1976 г., могут быть расположены в одной хромосоме, в нескольких ее районах или в разных хромосомах.

В ряде случаев картина полимерного наследования обусловлена взаимодействием между разными членами серии аллелей. Такую картину показывает у человека наследование фермента холинэстеразы. После использования в медицинской практике лекарственного препарата Suxamethonium была обнаружена картина широкой изменчивости людей по их реакции на этот препарат. Причиной этого служат полигены холинэстеразы, которые в разных сочетаниях присутствуют у разных людей. Было показано, что наследование степени активности холинэстеразы определяется тремя аллелями и их сочетаниями. Аллель E^u определяет обычную активность холинэстеразы, аллель A^a — уменьшенную атипичную активность. Аллель A^s является молчащим аллелем, в гомозиготе не образуется функционально активного фермента. При изучении устойчивости фермента к фториду было обнаружено наличие еще одного аллеля — E^f.

В результате сочетания этих четырех аллелей на фоне действия модификаторов создается картина непрерывной количественной изменчивости по степени функциональной активности фермента (табл. 9.4).

Таблица 9.4

Генотипы и изменчивость активности фермента холинэстеразы

Генотип	Характеристика	Степень ингибирования		Относительная активность
		дибукаином	фторидом	
E^uE^u	Обычный	80	60	100
E^uE^f	»	75	50	85
E^uE^a	»	60	50	75
E^uE^s	»	80	60	70
E^fE^a	Устойчивый к фториду	50	30	60
E^fE^f	» »	65	30	55
E^aE^a	Атипичный	20	20	50
E^fE^s	Устойчивый к фториду	65	30	30
E^aE^s	Атипичный	20	20	25
E^sE^s	Отсутствует	—	—	0

Другим примером может послужить изменчивость людей по ферменту глюкозо-6-фосфатдегидрогеназе (Г-6-ФД). Наличие этой изменчивости обнаружилось при приеме синтетического противомалярийного препарата промахина.

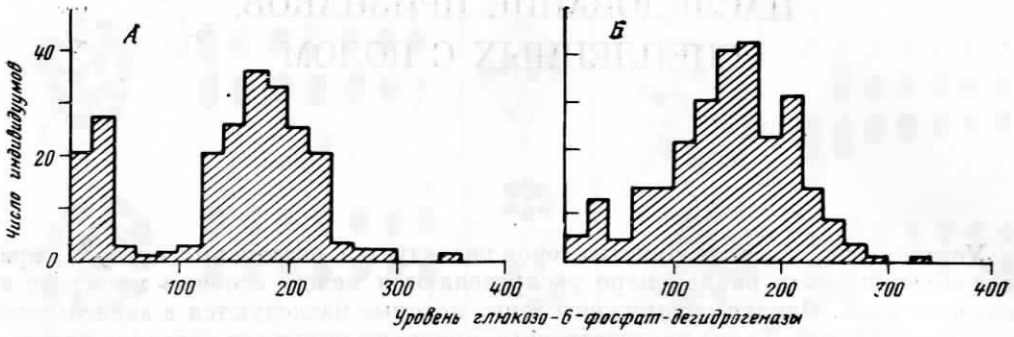


Рис. 9.6. Изменчивость по активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у нигерийцев (по В. Нансу, 1967)

А — мужчины (235 человек); *Б* — женщины (284 человека)

Ряд людей были поражены острым гемолизом, причина которого — недостаточность Г-6-ФД.

Исследование популяций показало широкую изменчивость по степени активности фермента Г-6-ФД (рис. 9.6). Генетический анализ установил, что локус Г-6-ФД расположен в половой хромосоме человека. Непрерывная количественная изменчивость по степени активности Г-6-ФД объясняется сочетанием четырех аллелей — $9d^B$, $9d^A$, $9d^A$ и $9d^M$. Было показано, что недостаточность по Г-6-ФД ведет к гемолизу при введении в человека не только промахина, но и сульфамидных препаратов (белый стрептоцид и др.), разных антибактериальных средств, противомалярийных препаратов и др.

Значение аллелизма для появления количественной изменчивости установлено для генетики растений, животных и микроорганизмов.

Из книги: Меркурьева Е.К. Генетика. 1991г

ГЛАВА 12. ГЕНЕТИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Большинство признаков и свойств организмов характеризуются количественным типом индивидуальной изменчивости, для которой типично непрерывное изменение величины признака у особей какой-либо группы. Величина количественного признака варьирует от минимального уровня у части особей к среднему — у других и далее к максимальному уровню у остальных. Даже в пределах достаточно однородной по полу, возрасту, породе группы животных у близкородственных особей наблюдается индивидуальная изменчивость признака, величину которого можно измерить. К количественным признакам относят хозяйственно ценные (живая масса, величина, удой, настриг шерсти) и физиологические признаки. Они характеризуются типичным непрерывным изменением уровня у особей конкретной группы. К количественным признакам относят также и те, которые имеют прерывистое выражение, например яйценоскость, плодовитость, а также ряд физиологических отличий.

Количественные признаки непрерывного и прерывистого типов изменчивости имеют важное значение в практике животноводства и ветеринарии, в научных исследованиях, поэтому необходимо изучать генетические особенности и закономерности их изменчивости.

Генетические основы наследования количественных признаков. Наследование количественных признаков обусловлено одинаковым или сходным действием многих доминантных неаллельных генов на признак (*полимерия*) либо многими однозначными генами (*полигения*). На наличие двух или трех пар однозначно действующих полимерных генов, определяющих степень выраженности признака, указывает тип расщепления признака у особей второго поколения. Так, при трех доминантных генах A_1; A_2 и A_3 и их рецессивных аллелях a_1, a_2, a_3 во II поколении будут выявлены 64 варианта генотипов в соотношении 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1.

Если общая возможность развития признака связана с действием одного гена, то его принято называть главным (менделирующим) геном (олигогеном) и тогда признак наследуется в соответствии с законом Менделя. Полигены могут проявлять

модифицирующее влияние на количественные признаки и составлять группу *генов-модификаторов*, то есть генов, которые, действуя каждый отдельно, проявляют слабое влияние на изменение в фенотипе, вызванное действием главного гена. Гены-модификаторы могут оказывать влияние и при отсутствии главного гена.

Полимерные гены способствуют увеличению изменчивости и формированию различных подгрупп (экотипов) внутри вида, так как они обеспечивают многообразные рекомбинации генотипов. Влияние рекомбинации и отбора в разных условиях среды способствует образованию несходных экотипов и повышению приспособленности вида к многообразию факторов внешней среды, формированию наследственной адаптации.

Гаметическая интеграция неаллельных генов. За последнее десятилетие расширились представления о наследовании и изменчивости признаков. Ранее полагали, что особенности потомства обусловлены свободной перекомбинацией генов как в процессе гаметогенеза, так и при оплодотворении. Однако многочисленные исследования показали, что изменчивость потомства, определяемая действием неаллельных генов, вызывается не только возможностью их случайной перекомбинации, а обусловлена определенной комбинацией гамет родителей. Таким образом, создается источник изменчивости и наследственности потомства за счет комбинаторики несходных гамет родителей. Несходство гамет по генетическому материалу может иметь место как среди гамет самца, так и среди гамет самки. При комбинации несходных гамет родителей возникают новые межлокусные корреляции, происходит изменение частоты генов в данном локусе у потомства по сравнению с их частотой у исходных родительских форм. Создается новый тип связи между генетическими элементами у потомства, который получил название «гаметическая интеграция».

Гаметическая интеграция способствует формированию устойчивости разнообразных признаков и свойств, благоприятствующих повышению приспособленности, так как образуются адаптивные комплексы генов, которые повышают индивидуальную изменчивость организмов по степени их приспособленности к условиям среды. Гаметическая интеграция межлокусных корреляций обусловливает на фенотипическом уровне взаимодействие между локусами неаллельных полигенов. Она может быть выявлена при помощи статистических параметров (σ, σ^2, Cv).

Приспособленность организмов могут характеризовать величины среднего уровня жизнеспособности особей, их плодовитость, интенсивность развития всех особей данной группы (популяции).

Если в локусе одной из хромосом гаметы образовалась мутация, имеющая адаптивное значение, то при передаче ее в последующие поколения будет повышаться частота распространений мутации и одновременно на фоне гаметической интеграции будет увеличиваться частота других генов, входящих в хромосомы этой гаметы. Явление получило название «попутный транспорт генов».

Обобщение теории роли гаметической интеграции было сделано в трудах Майра, 1974; Левонтина, 1978; Животовского, 1984; и др.

Методы изучения изменчивости и наследуемости количественных признаков. Фенотипическую изменчивость количественных признаков определяют с помощью статистических параметров ($\bar{x}$, σ, Cv), фенотипическую связь между признаками — применением r, b, r_S и др. Для генетического анализа изменчивости количественных признаков требуется разложить фенотипическую изменчивость, выраженную через вариансу σ_P^2, на составляющие вариансы: генотипическую (σ_G^2) и паратипическую (σ_E^2). Это позволяет установить в группе особей долю изменчивости, обусловленную их генетическим разнообразием, и долю изменчивости, связанную с влиянием факторов среды.

Теоретическая работа Фальконера (1985) показала, что популяционная средняя величина признака характеризует не только фенотипический его уровень, но и генотипический уровень в ряде поколений при сохранении факторов среды. Изменение среднего уровня признака при отборе происходит более эффективно в сторону его увеличения, чем в сторону уменьшения, что могло быть результатом действия «сильных» генов и материнского эффекта. Выяснено, что чем большее число локусов определяет уровень признака и чем длительнее отбор в ряде поколений, тем более выражена реакция на отбор.

Возникает вопрос: существуют ли тупики отбора, когда его действие прекращается? Оказывается, что постоянный процесс мутирования создает новый источник изменчивости и тупика отбора не возникает.

Для выявления наследуемости признака широко применяют методы корреляционного и дисперсионного анализа. Тем самым выявляется доля генетического влияния на признак в фенотипической изменчивости.

Наследуемость. В генетических исследованиях необходимо различать три близких, но разных понятия: наследственность, наследование и наследуемость. *Наследственность* — это биологическое свойство, проявляющееся в сходстве родителей и потомков. *Наследование* — это способ передачи наследственности родителей потомкам с помощью гамет и их хромосомного аппарата.

Наследуемость — это статистический термин, который применяют для обозначения доли общей фенотипической изменчивости, обусловленной генетическими факторами. Наследуемость характеризует количественный признак у группы животных и служит показателем для прогнозирования эффективности селекции по фенотипическим показателям признака.

Величина *коэффициента наследуемости* (h^2) служит мерой выражения генетической детерминации изменчивости признака. Величина h^2 не может быть больше единицы и меньше нуля (то есть отрицательной). Формула для определения h^2 выражена следующим образом:

$$h^2 = \frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 P}.$$

Чем больше величина h^2, тем больше изменчивость признака обусловлена генетическими факторами и тем меньше изменчивость, вызываемая факторами среды (σ_E^2). При h^2 менее 0,05 (то есть менее 5%) улучшение признака за счет массовой селекции малоэффективно. При $h^2 > 0{,}3$ и не менее 0,7 селекция достаточно эффективна.

Особенности факторов среды и ряд характеристик популяции (направление отбора в ней, наличие инбридинга, миграции особей, интенсивность браковки в стаде и т. п.) влияют на величину коэффициента наследуемости. Большая изменчивость факторов среды уменьшает h^2, а однородность условий увеличивает или стабилизирует его величину.

Вычисленные коэффициенты наследуемости могут характеризовать только данную популяцию и в данных условиях среды и отбора.

При рассмотрении величины h^2 для разных признаков выявлена следующая тенденция: признаки, которые связаны с репродукцией и приспособленностью к процессу размножения, характеризуются невысоким коэффициентом наследуемости (плодовитость у свиней: $h^2 = 5\%$; яйценоскость у кур — 10%), а признаки, имеющие меньшее значение для приспособленности, характеризуются более высоким уровнем h^2 (масса животных — 55—65%; толщина шпига у свиней — 70%, молочность и жирномолочность — 35—40%).

Определение коэффициента наследуемости с использованием коэффициентов корреляции (r) и регрессии (b). Метод коэффициентов путей, предложенный С. Райтом, позволяет выявить величину связи между фенотипической изменчивостью (следствие) и влиянием генотипа (причина) или среды (причина). Этот метод нашел применение для определения величины связи между генотипами родственных особей.

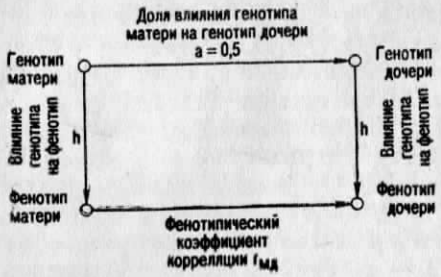


Рис. 61. Схема коэффициентов путей С. Райта «мать — дочь»

Для определения доли влияния генотипа на изменчивость признака используют коэффициенты путей между родственными животными, например между матерями и дочерьми или между полусибсами, отцами и сыновьями и т. п. Графическое изображение коэффициентов путей представлено на рис. 61, где направление влияния причин указано стрелками.

Из схемы следует, что генотип дочерей определяется генотипом матерей, величина влияния которого (a) равна 0,5. Остальная доля наследственности дочерей обусловлена генотипом отцов. Вместе с тем генотипы матерей оказывают влияние на их фенотипы (на схеме это обозначено h). Соответственно генотипы дочерей определяют их фенотип. Связь между фенотипами матерей и дочерей может быть определена с помощью обычного коэффициента корреляции $r_{мд}$. Из схемы видно, что звенья $r_{мд}$, h, a, h образуют замкнутую цепь. В ней известны два звена: $a=0{,}5$ и $r_{мд}$, который вычисляют по конкретным данным. Так как связь между звеньями выражается произведением коэффициентов путей, то можно записать равенство: $0{,}5 \cdot h \cdot h = r_{мд}$, или $0{,}5\ h^2 = r_{мд}$, тогда $h^2 = 2\, r_{мд}$. При использовании коэффициента регрессии $b_{мд}$ формула примет следующий вид: $h^2 = 2\, b_{мд}$. Полученная формула удвоенного коэффициента корреляции (или регрессии) между фенотипическими показателями матерей и их дочерей выражает величину коэффициента наследуемости h^2, который определяет долю генетического влияния на фенотипическую изменчивость признака.

Если полученный коэффициент наследуемости — величина отрицательная или больше единицы, то причину этого можно объяснить следующим образом:

группы животных, подвергнутых дисперсионному анализу, малочисленны, то есть объем выборки недостаточен;

неоднозначное реагирование на изменения факторов среды материнских и дочерних особей и смена рангов тех и других. Нет смысла определять величину h^2, если имеют место резкие различия в условиях между поколениями родителей и потомков;

проявление межаллельного взаимодействия генов (доминирование, сверхдоминирование), влияние инбридинга.

Меньше подвержен воздействию «помех» коэффициент наследуемости, вычисленный с помощью регрессии: $h^2 = 2b$. Это

объясняется тем, что на величину коэффициента регрессии не влияет степень изменчивости признака. Если вычисление h^2 ведется по потомству от одного отца, то регрессия дочерей по матерям в разрезе каждого производителя выражает величину аддитивной части наследуемости, то есть $b = 0{,}5\,(\sigma_A^2 : \sigma_P^2)$.

Возможно также определение h^2, основанное на сопоставлении признаков полусибсов, то есть у потомства от одного из родителей, по формуле $h^2 = 4r_{п/с}$ или (реже) у полных сибсов: $h^2 = 2\, r_c$.

При сопоставлении результатов использования указанных формул выясняется, что они дают несколько различные величины h^2 для одного и того же выборочного материала.

Для вычисления h^2 можно применять дисперсионный анализ с разными типами статистических комплексов, используя формулу $h^2 = \eta^2 = C_x : C_y$ (по Н. А. Плохинскому) или формулу Д. Снедекора: $h^2 = \sigma_x^2 : (\sigma_x^2 + \sigma_z^2)$.

Коэффициент повторяемости. При проведении генетического анализа количественных признаков выявляют популяционный показатель, тесно связанный с h^2 и имеющий важное значение для оценки наследственности. Этим показателем является коэффициент повторяемости (r_w). Его свойства заключаются в следующем: а) r_w — показатель генетического разнообразия; б) он является мерой верхнего предела коэффициента наследуемости; в) определяет надежность вносимых поправок в варьирующий признак с учетом изменения средовых факторов; г) служит мерой определения ошибки измеряемого признака.

При высокой величине повторяемости уровня признака особи сохраняют определенный его уровень, что дает возможность более эффективно вести селекцию.

Для вычисления r_w чаще всего используют однофакторный дисперсионный комплекс. Коэффициент повторяемости находится в границах от 0 до +1. Для целей селекции предпочтительнее, если r_w имеет большую величину. Считают, что если $r_w < 0{,}4$, то уровень коэффициента повторяемости низкий, при 0,5—0,6 — средний и при 0,7 и более — высокий.

Разные признаки имеют различные уровни коэффициента повторяемости, но он всегда выше, чем коэффициент наследуемости, вычисленный для той же выборки.

По литературным данным, величина r_w у молочного скота находится в следующих пределах: удой — 0,30—0,55; жирномолочность — 0,50—0,70; скорость молокоотдачи — 0,60—0,80; межотельный период — 0,01—0,15; индекс осеменения — 0,13.

Так как большинство хозяйственно ценных признаков у сельскохозяйственных животных имеют низкие величины h^2 и r_w, то для получения более точной генотипической оценки приз-

наков целесообразно повышать число повторных измерений, что повышает r_w.

Коэффициент повторяемости позволяет измерить изменение признака при смене условий жизни или на протяжении какого-либо периода жизни. Например, проводя генетический анализ величины удоя в популяции крупного рогатого скота, можно заметить, что этот признак меняется у коров на протяжении ряда лактаций, то есть отсутствует его постоянство на фоне возрастной динамики. Отсутствие постоянства наблюдается при оценке густоты шерсти в пробах, взятых из разных мест руна у овец. Здесь имеет место топографическая изменчивость признака в пределах одного животного или группы особей. Такой признак, как жирномолочность коров, меняется по месяцам лактации, а для селекционной оценки этого признака у конкретного животного требуется получить обобщенный (средний) за лактацию показатель жирномолочности данной коровы.

Повторяемость можно оценить путем вычисления коэффициента корреляции. Разные признаки неодинаковы по величине коэффициента корреляции между их смежными оценками, что обусловлено самой природой признака. Например, коэффициент корреляции между величиной удоя за смежные лактации (2-й и 3-й) довольно большой и находится в границах 0,7—0,8, а между 1-й и 10-й лактациями он может принимать отрицательную величину. Таким образом, коэффициент корреляции между показателями признака у смежных временных отрезков может использоваться как показатель повторяемости.

Более правильным и точным методом определения повторяемости служит показатель внутриклассовой корреляции r_w*, который вычисляется по формуле

$$r_w = \frac{\sigma^2_x}{\sigma^2_x + \sigma^2_z},$$

где σ_x^2 — варианса между особями; σ_z^2 — варианса показателей «внутри» тех же особей. Обработка данных для вычисления r_w осуществляется с применением однофакторного дисперсионного комплекса.

Компонент σ_x^2 имеет сложную структуру. Он включает изменчивость между особями, обусловленную генетическими вариансами, идущими от родителей, а также некоторую долю влияния факторов среды, вызывающих различия между особями. Поэтому коэффициент повторяемости включает в себя генетическую и средовую варианс.

Если у каждой особи один и тот же признак измеряют несколько раз (например, жирномолочность в течение 10 мес лактации измеряют ежемесячно), то в результате наблюдается

* Буква «w» означает английское слово *within* (внутри).

внутрииндивидуальная изменчивость. Она выражается вариансой $\sigma^2_{вн}$.

Влияние изменения среды в течение какого-то отрезка времени вызывает у особи внутрииндивидуальную изменчивость, источником которой служит варьирование среды. Другим компонентом, влияющим на величину повторяемости этого же признака, является изменчивость между особями, обусловленная их генетическими различиями и влиянием варьирования общей среды для всех особей, в которой эти особи находятся. Эти источники варьирования создают межиндивидуальные различия между особями, что определяет образование межиндивидуальной вариансы. С учетом источников воздействия, вызывающих два типа изменчивости: внутрииндивидуальную и межиндивидуальную, —формула коэффициента повторяемости в общем виде выражается так:

$$r_w = \frac{\sigma_G + \sigma_z}{\sigma^2_P}.$$

Коэффициент повторяемости отражает долю изменчивости единичных повторных измерений, отнесенных к общей фенотипической изменчивости признака. Если преобразовать эту формулу, то можно определить долю влияния факторов среды, а именно:

$$\frac{\sigma^2_z}{\sigma^2_P} = 1 - r_w,$$

Формула внутриклассовой корреляции r_w может быть преобразована по Снедекору с учетом того, что ее числитель $\sigma_G^2 + \sigma_z^2$ имеет сложную структуру среднего квадрата σ_G^2. Поэтому числитель может быть выражен в виде дроби: $(\sigma_{мг}^2 + \sigma_\varepsilon^2) : n_0$, так как он включает межгрупповую вариансу $\sigma_{мг}^2$, паратипическую (средовую) вариансу σ_ε^2, сумма которых отнесена к среднему числу особей по градациям. Поэтому рабочая формула коэффициента повторяемости может быть записана следующим образом:

$$r_w = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_A + \sigma^2_z},$$

где σ_A^2 — компонента вариации между особями; σ_z^2 — варианса внутри особей, а их сумма дает общую фенотипическую вариансу данного признака, для которого вычисляют коэффициент повторяемости.

Таким образом, для определения коэффициента повторяемости следует составить однофакторный статистический комплекс, определить вариансу по фактору (σ^2_A), учитывая ее сложную структуру, найти вариансу σ_z^2, вычислить фенотипическую вариансу по всему комплексу (σ_P^2) и определить среднее число особей на одну градацию комплекса (n_0).

Рассмотрим пример определения коэффициента повторяемости по плодовитости семи свиноматок за 5 первых опоросов (табл. 33).

33. Статистический однофакторный комплекс для определения коэффициента повторяемости плодовитости свиноматок по пяти опоросам

Номер опороса	Номер свиноматки								$l_x=7$
	1	2	3	4	5	6	7		
	Плодовитость, голов								
1	6	10	10	9	11	10	9		
2	7	9	10	10	12	11	9	$H=\frac{(\Sigma x_i)^2}{n}=\frac{292^2}{30}=$	
3	7	11	11	10	13	12	10		
4	8	10	12	9	10	—	10	$=85264:30=2842,13$	
5	7	—	—	—	9	—	11		
Σx_i	35	40	43	38	54	33	49	$\Sigma x_i=292$	
n_i	5	4	4	4	5	3	5	$\Sigma n_i=30$	
n_i^2	25	16	16	16	25	9	25	$\Sigma n_i^2=132$	
x_i^2	36	100	100	81	121	100	81		
	49	121	100	100	144	121	81		
	49	100	121	100	169	144	100		
	64	81	144	81	100	—	100		
	49	—	—	—	81	—	121		
Σx_i^2	247	402	465	362	615	365	483	$\Sigma x_i^2=2939$	
$(\Sigma x_i)^2$	$35^2=1225$	$40^2=1600$	$43^2=1849$	$38^2=1444$	$54^2=2916$	$33^2=1089$	$49^2=2401$		
$h_x=\frac{(\Sigma x_i)^2}{n_i}$	$\frac{1225}{5}=$	$\frac{1600}{4}=$	$\frac{1849}{4}=$	$\frac{1444}{4}=$	$\frac{2916}{5}=$	$\frac{1089}{3}=$	$\frac{2401}{5}=$	$\Sigma h_x=2894,65$	
	$=245$	$=400$	$=462,25$	$=361$	$=583,2$	$=363$	$=480,2$		

34. Сводная таблица дисперсионного анализа

Источники варьирования	Сумма квадратов C	Число степеней свободы ν	Средний квадрат σ^2	$F_{факт}$	$F_{табл}$
Общее	$C_y=96,87$	29	$\sigma_y^2=3,34$		
По фактору (по маткам)	$C_x=52,52$	6	$\sigma_x^2=8,75$	$F=\frac{8,75}{1,928}=4,54$	$F_{0,95}=2,7$
Случайное (по опоросам)	$C_z=44,35$	23	$\sigma_z^2=1,928$		$F_{0,99}=4,1$

$$\sigma_x^2=\frac{C_x}{\nu_x}=\frac{52,52}{6}=8,75;$$

$$\sigma_z^2=\frac{C_z}{\nu_z}=\frac{44,35}{23}=1,928;$$

$$\sigma_y^2=\frac{C_y}{\nu_y}=\frac{96,87}{29}=3,340;$$

$$\sigma_A^2=\frac{\sigma^2_{мг}-\sigma_z^2}{n_0}=\frac{8,75-1,928}{4,22}=\frac{6,822}{4,22}=1,612.$$

Вычисляем необходимые элементы комплекса: $H=(\Sigma x_i)^2/n=292^2/30=2842,13$; $C_y=\Sigma x_i^2-H=2939-2842,13=96,87$; $\nu_y=n-1=30-1=29$; $C_x=\Sigma h_x-H=2894,65-2842,13=52,52$; $\nu_x=l-1=7-1=6$; $C_z=\Sigma x_i^2-\Sigma h_x=2939-2894,65=44,35$; $\nu_z=n-l=30-7=23$; $n_0=1/(l-1)\,(n-\Sigma n_i^2/n)=1/(7-1)\times(30-140/30)=1/6\,(30-4,7)=4,22$ опороса на матку в среднем.

Составляем сводную таблицу дисперсионного анализа (табл. 34).

Определяем коэффициент повторяемости:

$$r_w=\frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_A+\sigma^2_z}=\frac{1,612}{1,612+1,928}=\frac{1,612}{3,54}=0,455,$$

то есть на плодовитость свиноматок достоверно влияют их наследственные особенности (45,5%), а 54,5% изменчивости обусловлено случайными факторами. Следовательно, повторяемость плодовитости невысокая, что может быть результатом влияния возраста свиноматок в период от 1-го до 5-го опороса.

Коэффициент повторяемости отражает генотипическое разнообразие в стаде и является верхней границей наследуемости, поэтому он может быть использован для раннего прогнозирования продуктивности конкретного животного, а также максимального уровня признака для данного стада.

Если известно, что коэффициент повторяемости между величиной признака в раннем возрасте и в последующие возрастные сроки для конкретной популяции достаточно велик, то можно прогнозировать возможную последующую продуктив-

ность конкретного животного, например, по 1-й лактации можно оценить дальнейшую продуктивность коровы. При этом следует учитывать такие параметры, как x, σ, r между смежными уровнями признака и b для популяции (стада).

Рассмотрим пример прогнозирования удоя первотелки с учетом следующих данных:

Показатель	Лактация		
	1-я	2-я	3-я
Среднегодовой удой, кг	4000	4300	5000
Стандартное отклонение по стаду, кг	500	600	650
Корреляция между 1-й и последующими лактациями	—	0,3	0,3

Вычисляем коэффициент регрессии:

а) между 2-й и 1-й лактациями:

$$b_{2,1} = r\frac{\sigma_2}{\sigma_1} = 0{,}3\cdot\frac{600}{500} = \frac{180}{500} = 0{,}36;$$

б) между 3-й и 1-й лактациями:

$$b_{3,1} = r\frac{\sigma_3}{\sigma_1} = 0{,}3\cdot\frac{650}{500} = 0{,}39.$$

Если у первотелки удой по 1-й лактации составил 4500 кг, то ее прогнозируемый удой на следующие лактации может быть определен с помощью уравнения регрессии: $y-\bar{y}=b(x-\bar{x})$.

Определяем по указанным данным прогнозируемый для первотелки ее удой за 2-ю лактацию (y_2):

$\bar{y}$ — средний по стаду удой за 2-ю лактацию — 4300 кг;

x — фактический удой данной первотелки — 4500 кг;

$\bar{x}$ — средний по стаду удой за 1-ю лактацию — 4000 кг.

Следовательно, ожидаемый удой первотелки за 2-ю лактацию можно определить таким образом:

$$y=\bar{y}+b(x-\bar{x})=4300+0{,}36(4500-4000)=4300+180=4480 \text{ кг}.$$

Аналогично можно прогнозировать продуктивность данной коровы на последующие лактации.

Применение в селекции коэффициентов наследуемости, повторяемости и генетических коэффициентов корреляций. Популяционные коэффициенты наследуемости (h^2), повторяемости (r_w) и генетических корреляций (r_G) между признаками используют при прогнозировании уровня селекционных признаков, которые следует повысить в процессе планового подбора пар.

Одним из основных показателей, выражающих изменения количественных признаков под влиянием селекции, служит величина *селекционного эффекта* (R), который показывает эффективность отбора (ответ на отбор). Он выражается путем сравнения средних величин признака в двух смежных поколениях до и после отбора:

$R=\bar{x}_{\text{потомства отобранных животных}}-\bar{x}_{\text{популяции}}$,

то есть разница в уровне средней величины признака у потомства, полученного от отобранных родителей, и средним уровнем признака в популяции до отбора родителей.

Если сравнить средний уровень признака у отобранной лучшей группы родителей ($\bar{x}_{\text{отоб.род}}$) со средним уровнем признака в популяции ($\bar{x}_{\text{попул}}$), то разность между ними составит так называемый *селекционный дифференциал*: $Sd=\bar{x}_{\text{отоб.род}}-\bar{x}_{\text{попул}}$.

Соотношение между величинами R и Sd определено коэффициентом наследуемости h^2, а именно: $R=h^2\cdot Sd$. Следовательно, чем больше коэффициент наследуемости признака и селекционный дифференциал, тем выше эффект селекции R, выявляемый у потомства отобранных родителей.

Соотношение селекционного дифференциала (Sd) и фенотипической изменчивости признака (σ_P) выражает интенсивность селекции i, а именно: $i=Sd:\sigma_P$. Следовательно, $Sd=i\sigma_P$. Используя полученное выражение, можно определить теоретический, то есть ожидаемый, эффект селекции: $R=i/\sigma_P\cdot h^2$. Из этого выражения следует, что чем больше интенсивность отбора и коэффициент наследуемости, тем выше эффект селекции. Интенсивность отбора определяется численностью исходного материала, то есть чем меньше доля отобранных для размножения животных, тем выше интенсивность селекции и выше R. Повышение коэффициента наследуемости достигается оптимизацией кормления и содержания, что уменьшает варианту среды (σ_E^2) и увеличивает долю генетической вариансы (σ_G^2) в фенотипической изменчивости признака. Это, в свою очередь, повышает h^2 и эффект селекции.

Коэффициент повторяемости (r_w) используют для прогнозирования количественного признака, оценки животных в раннем возрасте. Чем больше величина r_w, то есть чем он ближе к единице, тем выше значение этого коэффициента для суждения о доли влияния наследственности на изменчивость признака и его наследуемость.

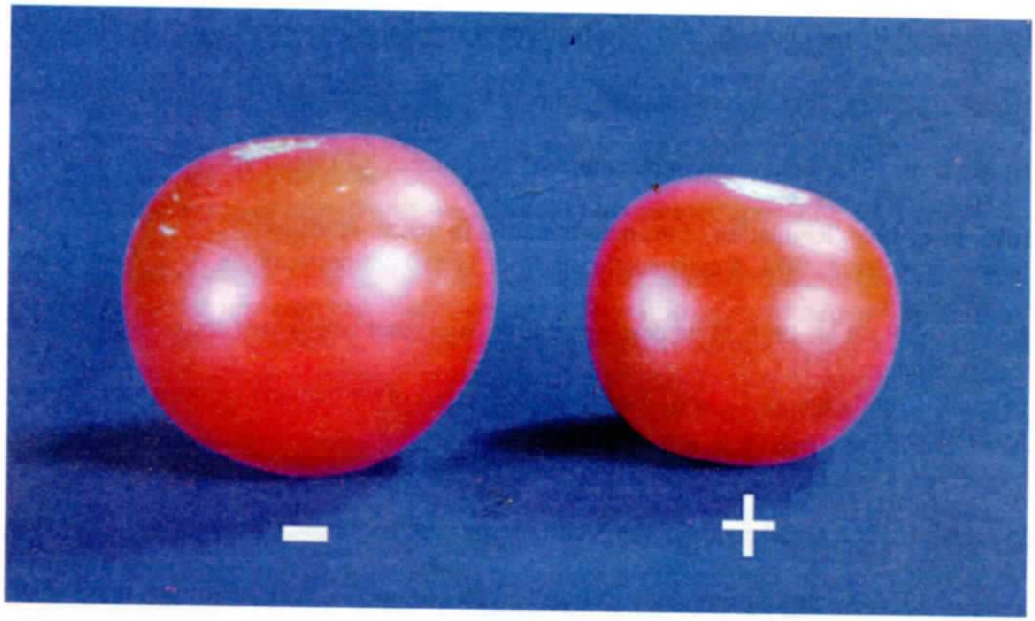
Генетический коэффициент корреляции (r_G) позволяет прогнозировать при отборе по одному признаку возможный уровень другого. Он показывает, как оба селекционируемых признака изменяются при проведении отбора по одному из них или при отборе по двум. Зная величину r_G, можно по одному признаку планировать или прогнозировать другой признак. Чем больше величина r_G между двумя признаками, тем эффективнее косвенная селекция, если отбор ведут по одному признаку, а эффект проявляется и по другому, коррелирующему с основным признаком отбора.

При одновременном и длительном отборе по двум коррелирующим между собой признакам может наблюдаться отрицательная генетическая корреляция. Это обусловлено плейотропным действием генов и разной их реакцией при разнонаправленном типе отбора по обоим признакам, или при отборе, направленном для обоих в одну сторону (или «+», или «—»), поэтому для практической селекции важно знать направление отбора по каждому из признаков и учитывать возможное снижение влияния и направление генетических корреляций.

Из материалов данной главы следует, что статистические параметры, характеризующие количественные признаки в популяции животных, являются основными генетическими характеристиками. Для оценки количественных признаков, имеющих полигенную (полимерную) природу наследственной обусловленности, может быть применим только статистический анализ с использованием средних величин ($\bar{x}$, S, H, G, Mo, Me), показателей изменчивости (σ, σ^2, Cv), показателей связи (r, r_S, r_G) и коэффициентов наследуемости и повторяемости (h^2, r_w). Основываясь на этих статистических параметрах, можно определять племенную ценность животных, прогнозировать их продуктивность в раннем возрасте, определять эффективность селекции и реакцию на интенсивность отбора.

Контрольные вопросы. 1. Каковы различия между количественным и качественным признаками? 2. Перечислите статистические параметры, используемые для характеристики уровня изменчивости и наследственности количественных признаков. 3. Дайте определение понятий «наследственность», «наследование», «наследуемость». 4. Объясните содержание и применение теории путей. 5. Изложите методы определения коэффициента повторяемости.

Из книги: У. Клаг, М. Каммингс. Основы генетики. 2007г.



Влияние трансгена *fw*2.2 на внешний вид плодов у томата. Присутствие аллеля (+) этого локуса количественных признаков (ЛКП) приводит к уменьшению, а отсутствие (–) – к увеличению размера плодов.

ГЛАВА 6

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ГЕНЕТИКА

Содержание главы

Признаки, для которых характерна количественная изменчивость, обычно контролируются генами с аддитивным действием. Такие признаки можно анализировать с помощью статистических методов. Это позволяет оценить долю генетической составляющей изменчивости и роль генов в проявлении признаков, то есть наследуемость признаков в популяции. У человека оценки наследуемости можно получить при исследовании однояйцевых близнецов, но они менее точные. Недавно были разработаны молекулярные методы картирования ЛКП в геноме человека и других млекопитающих.

6.1. Наследование количественных признаков.
Мультифакторная гипотеза.
Аддитивное действие генов – основа непрерывной изменчивости.
Определение числа генов, детерминирующих признак.
Значение полигенного наследования признаков.

6.2. Анализ полигенных признаков.
Среднее значение.

Дисперсия.
Стандартное отклонение.
Стандартная ошибка среднего значения.
Анализ количественных признаков.

6.3. Наследуемость.
Наследуемость в широком смысле.
Наследуемость в узком смысле.
Искусственный отбор.
Близнецовый метод у человека.

6.4. Картирование локусов количественных признаков (ЛКП).

В главе 4 обсуждается множество примеров взаимодействия генов, которое приводит к проявлению в фенотипе вполне определенных признаков. Растения гороха, например, могут быть высокими или карликовыми, а форма плодов у тыквы – сферической, дисковидной или удлиненной, цвет глаз у дрозофилы – красным или белым. Эти фенотипы представлены в виде ряда дискретных признаков. Многие признаки в популяции имеют еще большую изменчивость и трудно поддаются классификации, то есть для них характерна непрерывная изменчивость.

Такие непрерывно изменчивые признаки обычно контролируются двумя или более генами с аддитивным действием. В этой главе мы познакомимся с особенностями наследования количественных признаков и с некоторыми статистическими методами анализа полигенного наследования. Мы оценим вклад генетической составляющей и факторов среды в изменчивость признаков и рассмотрим методы локализации ЛКП в геноме.

6.1. Наследование количественных признаков

На протяжении XVIII–XIX вв. ученые исследовали дискретные признаки. Так, Фрэнсис Гальтон изучал наследование диаметра плодов у тыквы. При скрещивании растений, имеющих очень крупные плоды, с растениями, имеющими мелкие плоды, все растения первого поколения имели плоды средней величины. Во втором поколении наблюдалось большое разнообразие по этому признаку: от очень крупных плодов, до плодов промежуточного размера и сравнительно мелких.

Опыты Гальтона показали спектр наследования признака, который наблюдали и другие исследователи, включая Менделя. Потомство в первом поколении имеет фенотип, промежуточный по отношению к родительским, а во втором поколении проявляются признаки с более или менее выраженной изменчивостью величины признака. Во всех таких случаях исследовались количественные признаки: размер, высота, вес, цвет и т. д.

Неудивительно, что эти признаки трудны для изучения и механизм их наследования стал проясняться только в XX в. Наследование таких признаков отличается от менделевского, поэтому они долгое время мешали безоговорочному принятию его гипотез. Тем не менее, в основе беспрерывной изменчивости лежат наследственные факторы, а для **количественных** признаков характерно **полигенное наследование**.

Мультифакторная гипотеза

Джозеф Готтлиб Колрейтер одним из первых исследовал фенотипическую изменчивость признаков при скрещивании высоких и низких растений табака. Гибриды перво-

го поколения имели промежуточную высоту. Во втором поколении наблюдалось непрерывное распределение растений по высоте, начиная от высоких и кончая карликовыми. При этом большинство из них имели промежуточную высоту, как растения в первом поколении и лишь немногие были такими же высокими или низкими, как в родительском поколении. Распределение растений по высоте показано на рис. 6-1.

Обратите внимание, что во втором поколении среди растений наблюдается нормальное распределение по высоте, показанное на гистограмме в виде колокола.

В начале XX в. генетики заметили, что наследование многих признаков у разных видов, например, роста у растений и человека, размера бобов у фасоли, окраски зерновок пшеницы, числа рядов в початке и длины ушек у кукурузы, весьма сходно. В каждом из этих случаев признаки в следующем поколении проявлялись в виде смешанных признаков родителей.

Можно ли объяснить непрерывную изменчивость, исходя из законов Менделя? В начале прошлого века на этот вопрос отвечали отрицательно. Затем Вильям Бетсон и Гадни Юл предположили, что за такие признаки может отвечать целый ряд генов. Эту **гипотезу** назвали **мультифакторной**, имея в виду кумулятивное действие разных факторов (генов) на признак. Однако другие генетики оспаривали возможность наследования смешанных родительских признаков по Менделю и отнеслись к этой гипотезе скептически.

К 1920 г. были проведены серии опытов, которые показали, что непрерывно изменчивые признаки тоже обусловлены наследственными факторами (генами). Эдвард М. Ист



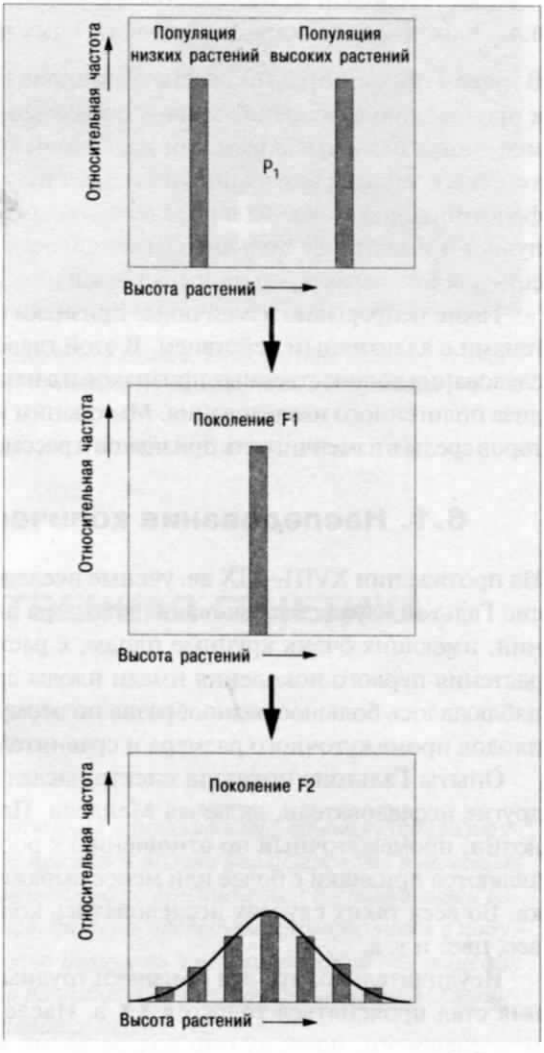


Рис. 6-1. Относительная частота растений табака различной высоты во втором поколении от скрещивания между карликовыми и высокими растениями. На фотографии показаны растения табака. (*Фотография: Bildarchiv Okapia/ Photo Researches, Inc.*)

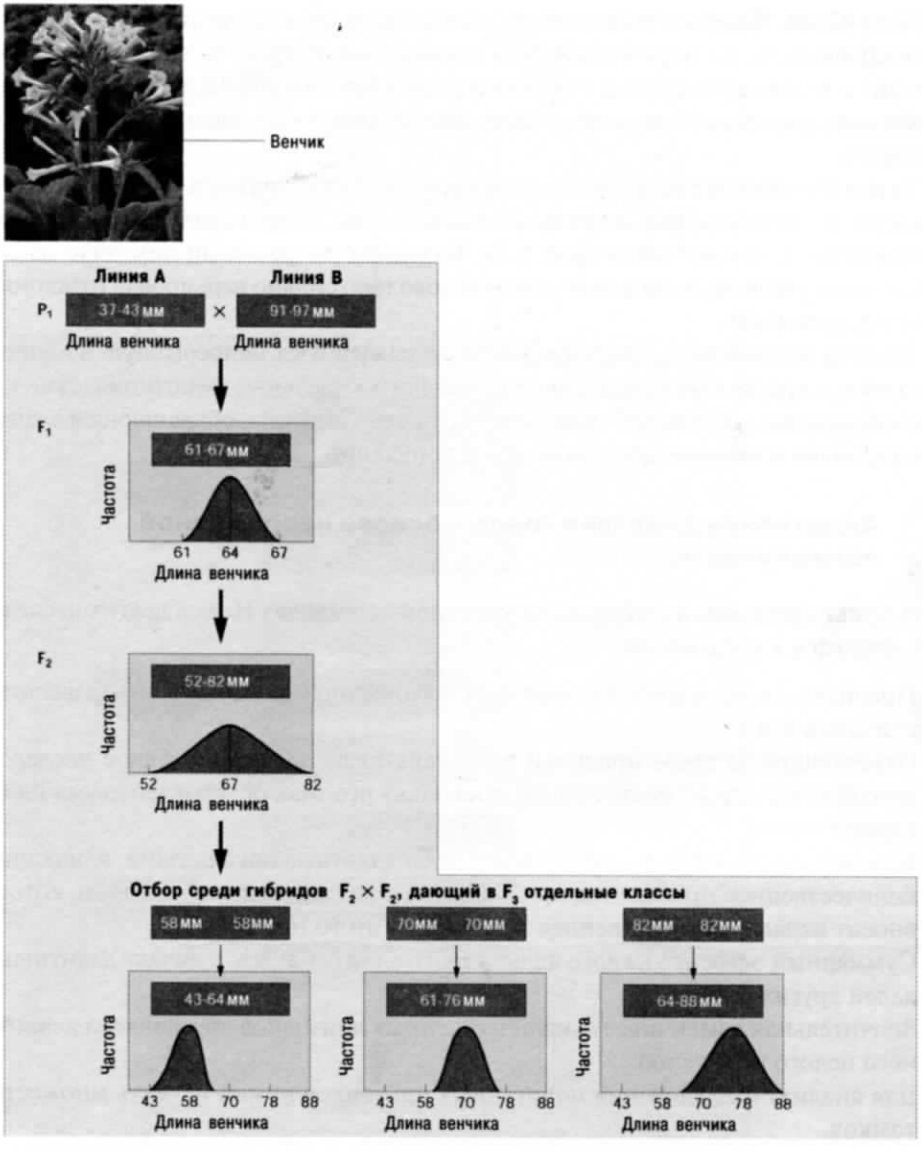


Рис. 6-2. Результаты скрещивания растений табака (*Nicotiana*) с разной длиной венчика. Венчик у растений линии А варьирует от 37 до 43 мм, а у растений линии В – от 91 до 97 мм. (*Фотография: Norm Thomas/Photo Researches, Inc.*)

скрестил две линии табака, *Nicotiana longiflora*. Нижняя часть цветка, или венчик, у растений из линии А была короче, чем у растений линии В. Обе линии были чистыми с небольшой изменчивостью длины венчика, а различия между линиями достаточно большими.

Потомство от скрещивания этих двух линий показано на рис. 6-2. Растения в первом поколении имели венчик промежуточной длины по сравнению с родительскими растениями с небольшими вариациями по размеру. У родительских растений длины венчиков были около 40 мм или около 94 мм, а у гибридов первого поколения – около 64 мм. Во втором поколении изменчивость длины венчика была более значительной:

от 52 до 82 мм. Фенотип большинства растений напоминал фенотип гибридов первого поколения, и, по мере увеличения отклонений от средней длины оставалось все меньше и меньше у растений с минимальной и максимальной длиной венчика. Если изобразить распределение длин графически, то получится характерная кривая в виде колокола.

Затем Ист отобрал из второго поколения растения с различной длиной венчика и скрестил их между собой. В третьем поколении он получил такое же распределение растений по длине венчиков (рис. 6-2). Большинство растений походило на родителей, однако у многих из них этот признак довольно сильно варьировал (отклонялся от средних значений).

Из этих опытов видно, что, несмотря на кажущуюся непрерывную изменчивость признака, в третьем поколении можно выделить отдельные фенотипические классы. Это наблюдение легло в основу мультифакторной гипотезы, объясняющей существенные различия в проявлении признаков в популяции.

Аддитивное действие генов – основа непрерывной изменчивости

Суть мультифакторной гипотезы, основанной на выводах Иста и других исследователей, сводится к следующему:

1. Признаки с непрерывной изменчивостью обычно можно измерить (взвесить, подсчитать и т. д.).
2. Отвечающие за такие признаки гены действуют *аддитивно*. Такое наследование признака называют полигенным, поскольку признак обусловлен двумя или более парами генов.
3. Каждый ген может быть представлен либо **аддитивными аллелями**, влияющими на количественное проявление признака, либо **неаддитивными аллелями**, которые не вносят вклад в количественное проявление этого признака.
4. Суммарный эффект каждого аддитивного аллеля близок к вкладу аддитивных аллелей других генов.
5. Значительная изменчивость количественных признаков обусловлена влиянием на него целого ряда генов.
6. Для анализа наследования полигенных признаков нужно изучить множество потомков.

Как из этого следует, количественные признаки контролируются аддитивными генами. Опыты Нильсона-Эле подтверждают этот вывод. В одной из серий опытов он скрещивал краснозерную и белозерную линии пшеницы (рис. 6-3). В первом поколении окраска зерновок была промежуточной. Во втором поколении примерно 15/16 растений были, в той или иной степени, краснозерными и 1/16 – белозерными. На основании этих соотношений, Ист предположил, что данный признак контролируется двумя парами генов, которые наследуются независимо друг от друга, то есть по Менделю.

Тщательный анализ гибридов второго поколения показал, что можно выделить четыре степени окраски зерновок. Допустим, две пары генов содержат два аллеля, действующих аддитивно, и два аллеля, действующих неаддитивно. Оба родительских растения гомозиготны по этим генам: краснозерное несет только аддитивные аллели (обозначены заглавными буквами), а белозерное – только неаддитивные (строчные буквы). В первом поколении растения гетерозиготны по этим генам и несут лишь два

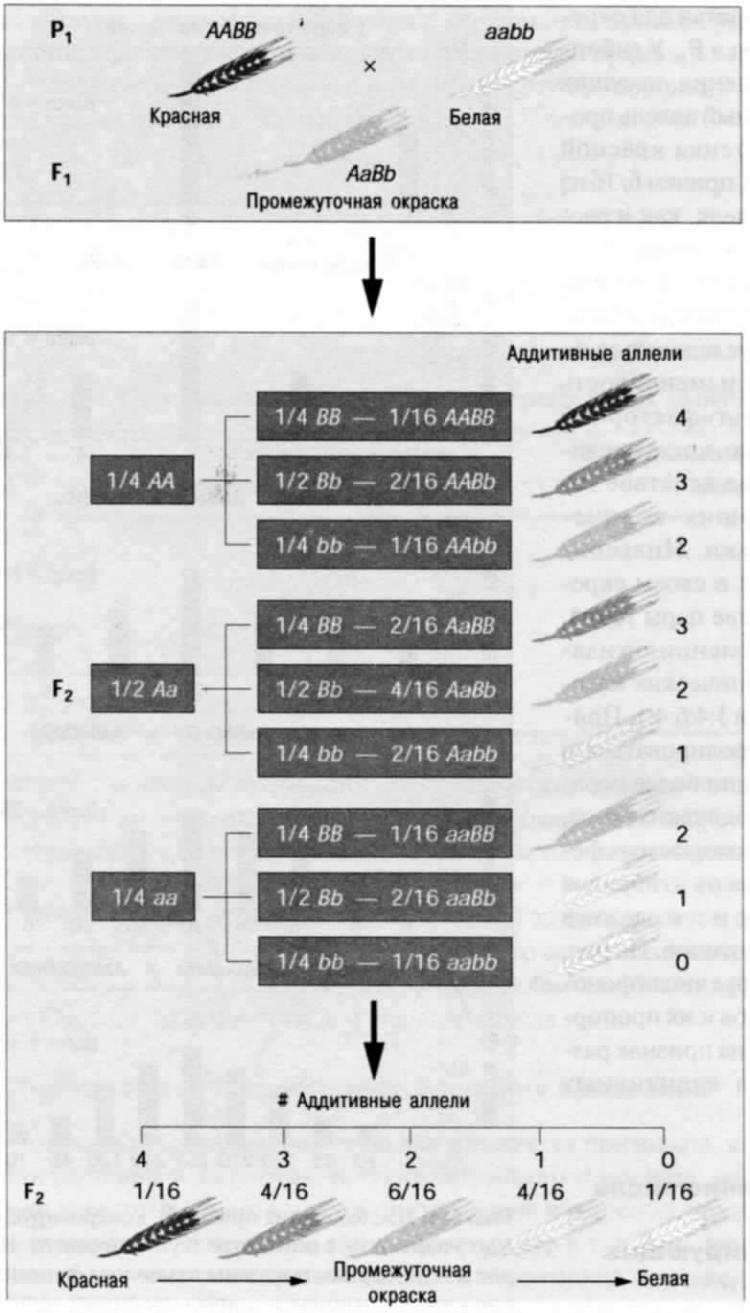


Рис. 6-3. Объяснение при помощи мультифакторной гипотезы наследования окраски зерновки у пшеницы с соотношением фенотипических классов 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Аллели, обозначенные заглавными буквами, действуют на признак аддитивно, контролируя одинаковое количество пигмента в зерновках.

аддитивных аллеля, поэтому их фенотип промежуточный. Во втором поколении растения могут иметь по 4, 3, 2, 1 или вообще не иметь аддитивных аллелей (рис. 6-3). В последнем случае получаются белозерные растения, а при наличии 4-х аллелей – крас-

нозерные, как и взятая для скрещивания пшеница в P_1. У гибридов второго поколения, несущих 3, 2 или 1 аддитивный аллель проявляются три оттенка красной окраски зерновок, причем 6/16 из них имеют два аллеля, как и растения в первом поколении.

Как видно из этого примера, признаки с непрерывной изменчивостью могут наследоваться по Менделю. Такая изменчивость обусловлена мультифакторной наследственностью, когда проявляется аддитивное действие генов, определяющих количественные признаки. Нильсон-Эле анализировал в своем скрещивании только две пары генов, и во втором поколении ожидалось пять фенотипических классов в соотношении 1:4:6:4:1. Признаки могут контролироваться и тремя, четырьмя или более парами генов: чем больше таких генов, тем больше число ожидаемых фенотипических классов у гибридов второго поколения и тем сложнее соотношения фенотипов. На рис. 6-4 показаны разные числа фенотипических классов и их пропорции при действии на признак разного количества аддитивных аллелей.

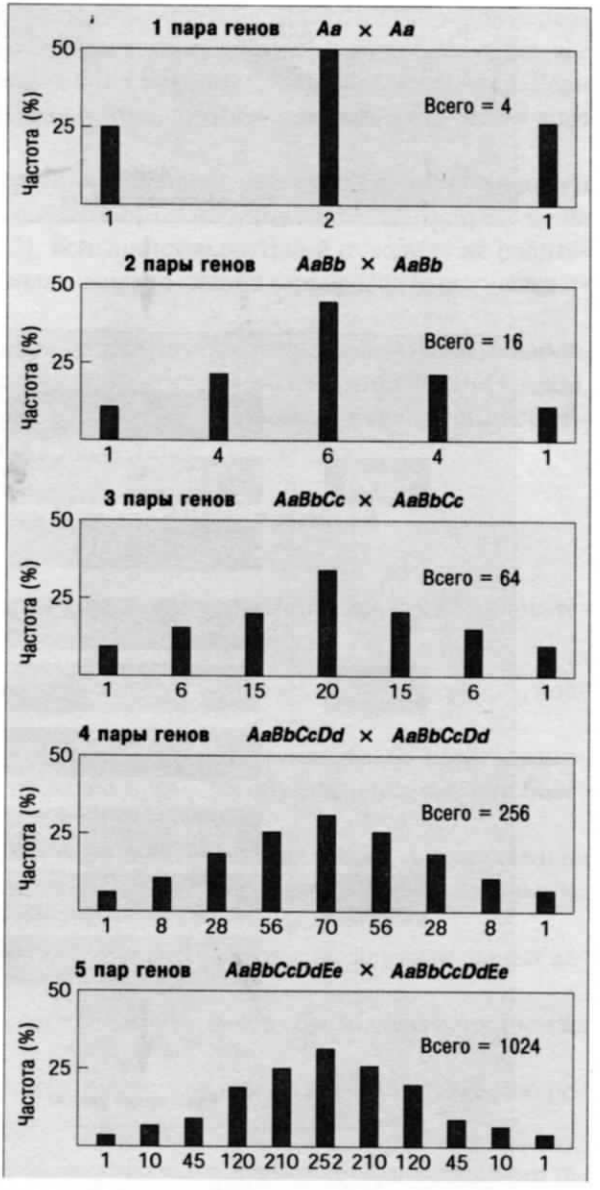


Рис. 6-4. Наследование признака, контролируемого от 1 до 5 пар генов, в потомстве двух гетерозигот. На каждой из гистограмм показаны различные фенотипические классы, начиная и кончая крайними величинами признака (справа и слева). Различные фенотипы детерминированы разным числом аддитивных алллелей.

Определение числа генов, детерминирующих признак

Попробуем установить число генов, контролирующих тот или иной полигенный признак. Если во втором поколении имеются особи с фенотипом, напоминающим фенотип одного из родителей, то число детерминирующих этот фенотип (признак) генов (n) можно определить по формуле:

$$\frac{1}{4^n} = \text{доля особей } F_2 \text{ с одним из крайних фенотипов (родительским).}$$

В предыдущем примере крайние признаки демонстрировали родительские растения пшеницы. На рис. 6-3 показано, что 1/16 растений второго поколения имеет либо красные, либо белые зерновки, как и родители. Эту пропорцию можно подставить в правую часть уравнения и решить его для n:

$$\frac{1}{4^n} = \frac{1}{16}$$

$$\frac{1}{4^2} = \frac{1}{16}$$

$$n = 2$$

Табл. 6-1. Определение числа пар генов (n), определяющих количественный признак

n	Особи с крайними проявлениями признака	Отдельные фенотипические классы в F_2
1	1/4	3
2	1/16	5
3	1/64	7
4	1/256	9
5	1/1024	11

В табл. 6-1 показаны пропорции фенотипических классов признака, детерминированного от 1 до 5 парами генов, которые наблюдаются во втором поколении. Если число генов мало, то для определения количества ожидаемых фенотипических классов проще пользоваться формулой $(2n+1)$. При $n = 2$, $2n+1=5$, то есть возможны фенотипические классы особей, несущих 4, 3, 2, 1 аддитивный аллель или вообще не имеющих таких аллелей (0). При $n = 3$, $2n+1=7$, то есть фенотипические классы объединяют особей с 6, 5, 4, 3, 2, 1 аддитивным аллелем или без них (0). Эту последовательность можно продолжить и для большего числа генов.

Значение полигенного наследования признаков

Полигенное наследование характерно для множества признаков, которые важны для селекции растений и животных. К таким признакам относятся, например, рост, вес, экстерьер животных, высота и урожайность зерна у растений, продукция мяса и молока у крупного рогатого скота, яйценоскость у кур и т. д. Как правило, селекционерам нужно знать генотипы производителей и вероятность проявления их признаков у потомства. Однако степень реализации генотипа во многом зависит от факторов окружающей среды. В рассмотренных ранее примерах предполагалось, что эти факторы оптимальны для экспрессии признаков, а их изменчивость минимальна.

Множество примеров полигенного наследования признаков можно найти в генетике человека. Такими признаками считается пигментация кожи, степень развития интеллекта, формы поведения, полнота, предрасположенность к определенным заболеваниям. Два последних примера (полнота и предрасположенность к заболеваниям, например, к коронарной болезни сердца) – это так называемые **сложные призна-**

ки. Несмотря на непрерывную изменчивость таких признаков, не удается проследить их наследование по Менделю. Однако в семьях, где имеются больные дети или родители, вероятность заболевания намного выше, чем в семьях со здоровыми родителями. Известно, что предрасположенность к заболеваниям обычно контролируется несколькими генами, но проявление признаков болезни во многом зависит от среды. В таких случаях речь идет о **мультифакториальном** контроле экспрессии признака в фенотипе.

6.2. Анализ полигенных признаков

Для анализа полигенных признаков часто требуются количественные меры потомков от многих скрещиваний. Распределение частот встречаемости фенотипов обычно имеет характер нормального распределения (рис. 6-5). При условии репрезентативности выборок из большой популяции колебания величины признака (его отклонение от средней) случайны. Для оценки экспериментальных данных используются статистические методы, которые были разработаны Гальтоном еще в начале прошлого века и составили основу **биометрии**.

Статистический анализ ставит следующие цели:

1. Математическая обработка данных для описания выборки.
2. Использование данных, полученных по малым случайным выборкам для экстраполяции на более многочисленные группы особей (статистическое предположение).
3. Сравнение двух и более групп опытных данных для определения значимости различий между популяциями по данному признаку.

Для анализа признаков с нормальным распределением величин используют методы оценки средней величины, дисперсии, стандартного отклонения и стандартной ошибки средней.

Среднее значение

На рис. 6-6 показано распределение значений признака относительно **среднего значения** ($\overline{X}$), которое представляет собой среднеарифметическое значение величины признака, измеренной у всех особей в выборке:

$$\overline{X} = \frac{\sum X_i}{n},$$

где $\overline{X}$ – среднее значение признака, ΣX_i – сумма всех измерений этой величины в выборке, а n – число измерений.

Величина среднего значения определяет значение признака для совокупности образцов в выборке. Как видно из рис. 6-6, распределение этой величины относительно среднего значения может быть кластеризованным (сжатым) или более широким. Эти различия отражают степень изменчивости данного признака в выборке и описываются **частотным распределением**. Из-за случайности отклонений измеряемой величины или из-за ошибки измерений для их оценки необходимы статистические методы.

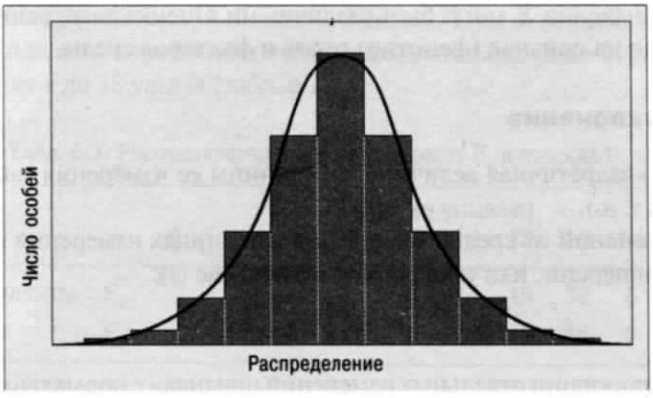


Рис. 6-5. Кривая нормального распределения колоколообразной формы

Дисперсия

Распределение значений относительного среднего значения описывается с помощью кривых распределения (рис. 6-6). Степень отклонения значения дисперсии определяют по формуле:

$$s^2 = \frac{\sum (X_i^2 - \overline{X})^2}{n-1},$$

где сумма (Σ) квадрата разностей между каждым измерением и средним значением, деленная на общее число измерений, уменьшенное на 1. Для удобства вычислений это уравнение можно записать в алгебраической форме:

$$s^2 = \frac{\sum X_i^2 - n\overline{X}^2}{n-1}.$$

Дисперсия – это мера изменчивости признака в выборке. Как уже говорилось, среднее значение признака в двух разных выборках может быть одинаковым, но отклоне-



Рис. 6-6. Нормальное частотное распределение величины признака с одинаковыми средними значениями, но с разной изменчивостью (отклонением от среднего значения).

ния величин от среднего значения $\bar{X}$ могут быть различными. Оценка дисперсии важна при определении влияния на признак (фенотип) генов и факторов среды.

Стандартное отклонение

Поскольку дисперсия – квадратичная величина, то единицы ее измерения также берут в квадрате (см^2, мг^2 и т. д.).

Для вычисления отклонений от среднего значения в единицах измерения найдем квадратный корень из дисперсии, или **стандартное отклонение** (s):

$$s = \sqrt{s^2}.$$

В табл. 6.2 показаны пропорции отдельных измерений признака с нормальным распределением при разных стандартных отклонениях. Величина признака, равная среднему значению плюс или минус значение стандартного отклонения ($\bar{X} \pm 1s$) встречается в 68% измерений. Более 95% всех измерений приходится на величину ($\bar{X} \pm 2s$). Стандартное отклонение можно рассматривать как вероятность, в данном случае можно говорить о 68%-ной вероятности попадания измерений (наблюдений) в интервал со значениями ($\bar{X} \pm 1s$), 95%-ной вероятности их попадания в интервал со значениями ($\bar{X} \pm 1{,}96s$) и т. д.

Табл. 6.2. Включение в выборку отдельных измерений признака

Увеличение s	Доля в выборке (%)
$\bar{X} \pm 1s$	68,3
$\bar{X} \pm 1{,}96s$	95,0
$\bar{X} \pm 2s$	95,5
$\bar{X} \pm 3s$	99,7

Стандартная ошибка среднего значения

Для оценки различий между средними значениями в разных выборках из одной и той же популяции вычисляют **стандартную ошибку средней** ($S_{\bar{X}}$):

$$S_{\bar{X}} = \frac{s}{\sqrt{n}},$$

где s – стандартное отклонение, а n – квадратный корень из численности выборки (количества измерений). Стандартная ошибка средней указывает на точность измерений и отражает отклонения от среднего значения повторных измерений. Поскольку эта величина получена путем деления s на $\sqrt{n}$, то она всегда меньше величины стандартного отклонения.

Анализ количественных признаков

В качестве примера рассмотрим массу плодов у томата. Допустим, что у растений из высокоинбредной (чистой) линии томатов плоды весят, в среднем, 18 унций, а у рас-

тений из другой чистой линии – 6 унций. При скрещивании между этими линиями масса плодов в первом поколении варьировала от 10 до 14 унций, а во втором поколении – от 6 до 18 унций (табл. 6.3).

Табл. 6.3. Распределение по весу в первом F_1 и втором F_2 поколениях

		Вес (в унциях)												
		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Численность	F_1:					4	14	16	12	6				
	F_2:	1	1	2	0	9	13	17	14	7	4	3	0	1

В первом поколении средняя масса плодов у растений равна:

$$\overline{X} = \frac{\Sigma X_i}{n} = \frac{625}{52} = 12{,}04.$$

Во втором поколении средняя масса плодов составила:

$$\overline{X} = \frac{\Sigma X_i}{n} = \frac{872}{72} = 12{,}11.$$

Таким образом, средняя масса плодов в первом поколении равна 12,04, а во втором – 12,11 унций. Несмотря на сходство средних значений, частотное распределение по массе плодов в двух поколениях различно (табл. 6.3). Во втором поколении изменчивость этого признака выше: вес плодов колеблется от 6 до 18 унций, в то время как в первом поколении – только от 10 до 14 унций.

Как говорилось, дисперсия равна равно сумме квадратов разности отдельных измерений и среднего значения, деленной на число измерений минус 1. Если сгруппировать измерения, или наблюдения (f) в отдельные репрезентативные классы (x), то дисперсию можно вычислить по формуле:

$$s^2 = \frac{n\Sigma f(x^2) - (\Sigma fx)^2}{n(n-1)}.$$

Как показано в табл. 6.4, дисперсия массы плодов у томатов в первом поколении равна 1,29, а во втором – 4,27. Значения стандартного отклонения ($s = \sqrt{s^2}$) составили соответственно 1,13 и 2,06. Значит, распределение массы плодов у томатов первого поколения можно записать в виде 12,04±1,13 унций, а во втором – 12,11±2,06 унций.

Несмотря на близость средней массы плодов у томатов первого и второго поколений, изменчивость этого признака во втором поколении гораздо выше.

Характер наследования массы плодов у томатов в этих скрещиваниях говорит о полигенности данного признака. Допустим, что одна из родительских линий гомозиготна по аддитивным, а другая – по неаддитивным аллелям, контролирующим массу плодов. Поскольку 1/72 томатов во втором поколении имеет фенотип, сходный с родительским (у 1 из 72 плоды весят 6 и у 1 из 72 – 18 унций), то по формуле $1/4^n$ можно определить число генов (n), определяющих этот признак между 3 и 4. При получении сходных величин в повторных опытах точность этого результата повысится.

Табл. 6.4. Вычисление дисперсии

F_1				F_2			
x	f	$f(x)$	$f(x)^2$	x	f	$f(x)$	$f(x)^2$
6				6	1	6	36
7				7	1	7	49
8				8	2	16	128
9				9	0	0	0
10	4	40	400	10	9	90	900
11	14	154	1 694	11	13	143	1 573
12	16	192	2 304	12	17	204	2 448
13	12	156	2 028	13	14	182	2 366
14	6	84	1 176	14	7	98	1 372
15				15	4	60	900
16				16	3	48	768
17				17	0	0	0
18				18	1	18	324
	$n = \overline{52}$	$\Sigma fx = \overline{626}$	$\Sigma fx^2 = \overline{7\,602}$		$n = \overline{72}$	$\Sigma fx = \overline{872}$	$\Sigma fx^2 = \overline{10\,864}$

Для F_1:

$$s^2 = \frac{52 \times 7602 - (626)^2}{52(52 - 1)} = \frac{395\,304 - 391\,876}{2652} = 1{,}29$$

Для F_2:

$$s^2 = \frac{72 \times 10\,864 - (872)^2}{72(72 - 1)} = \frac{782\,208 - 760\,384}{5112} = 4{,}27$$

6.3. Наследуемость

Имея на вооружении методы измерения количественных признаков, можно оценить в какой степени данный признак определяется генотипом и в какой – условиями среды. Вклад в изменчивость признака факторов окружающей среды обычно меньше, чем вклад генов. Однако, в ряде случаев влияние среды на фенотип весьма значительно.

Наследуемость в широком смысле

Один из способов оценки изменчивости количественных признаков состоит в использовании инбредных линий растений и животных. Такие линии представлены генетически однородными (с высокой степенью гомозиготности) особями. В экспериментах, оценивающих влияние на изменчивость признака средовых факторов, наблюдают изменчивость между особями из разных линий и между особями из одной инбредной линии. Значительная межлинейная изменчивость признака в одинаковых условиях среды указывает на то, что она обусловлена генетически. Изменчивость между особями внутри линии говорит о том, что она обусловлена различиями окружающей среды и поэтому называется средовой.

Относительный вклад генетических и средовых факторов в изменчивость признака отражает **индекс наследуемости** (H^2). Этот показатель вычисляют, исходя из оценки дисперсии признака у генетически близких особей, и он характеризует наследуемость в широком смысле. Таким образом, H^2 измеряет долю фенотипической изменчивости, определяемой генетическими различиями между особями. Обратите внимание, что этот показатель определяет долю наблюдаемой фенотипической изменчивости (а не фенотипов), детерминированной генетически, но не факторами среды. Суммар-

ная фенотипическая **дисперсия данного признака** (V_P) складывается из трех величин: доли фенотипической дисперсии, обусловленной различиями в условиях обитания особей (V_E), доли фенотипической дисперсии, обусловленной генетическими различиями (V_G) и доли дисперсии, обусловленной генетическими и средовыми факторами (V_{GE}):

$$V_P = V_E + V_G + V_{GE}.$$

Величиной V_{GE} можно пренебречь, поэтому имеем:

$$V_P = V_E + V_G.$$

Наследуемость, в широком смысле, отражает долю генетической дисперсии в изменчивости признака:

$$H^2 = V_G / V_P.$$

Значения H^2, близкие к 1,0, говорят о том, что вклад факторов среды в фенотипическую изменчивость признака в популяции очень мал. Если эта величина приближается к 0, то наблюдаемая изменчивость признака, в основном, обусловлена факторами среды.

Точные значения H^2 для любого признака получить невозможно. Если проводить наблюдения в разных популяциях (различных средах обитания) с большей или меньшей средовой изменчивостью признака, то значения H^2 для этого признака будут различаться.

Поэтому этот показатель, чаще всего, используют для высокоинбредных линий или генетических клонов, в частности, популяций вегетативно размножаемых растений.

Кроме того, этот показатель не дает точных оценок количественных признаков, поскольку учитывает общую, а не только связанную с аддитивными генами, наследственную изменчивость. Для этого пользуются величиной наследуемости в узком смысле.

Наследуемость в узком смысле

Показатель наследуемости, в узком смысле, широко применяется в селекции растений и животных. Для этого вводится еще один компонент – доля фенотипической дисперсии, обусловленная аддитивным действием генов, или **аддитивная дисперсия** (V_A), тогда:

$$V_G = V_A + V_D + V_I.$$

Здесь V_A отражает средний эффект аддитивно действующих генов, **дисперсии доминирования** (V_D) – экспрессию признака у гетерозигот, когда фенотип не промежуточный между проявлениями признака у гомозигот. **Интерактивная дисперсия**, или дисперсия взаимодействия генов (V_I) отражает влияние на признак эпистаза. Этой дисперсией в большинстве случаев можно пренебречь.

Если фенотипическая дисперсия, обусловленная генетическими различиями между особями, подразделяется на два компонента: V_A и V_D, то можно определить **наследуемость в узком смысле**, или h^2. Значения h^2 отражают селективный потенциал свободно скрещивающихся растений и животных.

$$h^2 = V_A / V_P.$$

Поскольку $V_P = V_E + V_G$ и $V_G = V_A + V_D$, то имеем:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_E + V_A + V_D}.$$

Как мы увидим позже, этот показатель h^2 можно использовать для оценки пропорций фенотипов в потомстве. Чем эти значения ближе к 1,0, тем точнее оценки фенотипов потомства, исходя из родительских фенотипов.

Искусственный отбор

Искусственный отбор – это отбор отдельных особей из гетерогенной популяции для дальнейшей селекции. Для успешного отбора нужно, чтобы наследуемость интересующего признака была достаточно высокой. Однако определить этот показатель в разнородной популяции непросто. Чаще определяют общую тенденцию – среднее значение признака с нормальным распределением в родительской популяции (M). Затем в родительской популяции находят особей с наиболее выраженными количественными признаками, интересующими селекционеров (M_1) и получают потомство (M_2) путем инбридинга между этими особями (M_1). В результате, получаем следующую зависимость:

$$M_2 = M + h^2(M_1 - M).$$

см. также Уильис М.Б. 2000 г. с. 470

Решив это уравнение для h^2, получим:

$$h^2 = \frac{M_2 - M}{M_1 - M}.$$

Обозначим $M_2 - M$ как ответ на отбор (R), а $M_1 - M$ как коэффициент отбора (S), тогда

$$h^2 = \frac{R}{S}.$$

Предположим, что диаметр початков кукурузы в популяции намного превышает желаемый ($M = 20$ мм). Из этой популяции отобрали группу растений с очень маленьким диаметром початка ($M_1 = 10$ мм). В потомстве от скрещивания двух групп растений средний диаметр початка (M_2) равен 13 мм. Для оценки возможностей отбора по этому признаку определим величину наследуемости:

$$h^2 = \frac{13 - 20}{10 - 20} = 0{,}7.$$

Можно сделать вывод, что вероятность отбора крупных початков довольно высокая.

Самый длительный эксперимент по искусственному отбору проводится в сельскохозяйственной лаборатории штата Иллинойс (США). С 1896 г. здесь отбирают растения кукурузы с высоким и низким содержанием масла в зернах. Даже после 76 поколений отбора содержание масла все еще продолжает увеличиваться (рис. 6-7). По мере продолжения отбора, наследуемость высокого содержания масла падает (см. цифры в скобках в поколениях 9, 25, 52 и 76). Этот процесс будет продолжаться до тех пор, пока генотипы всех растений в данной популяции не будут содержать одинаковые аддитивные аллели генов, детерминирующих содержание масла в зерновках. В этот момент наследуемость уменьшится до 0, и ответ на искусственный отбор станет нич-

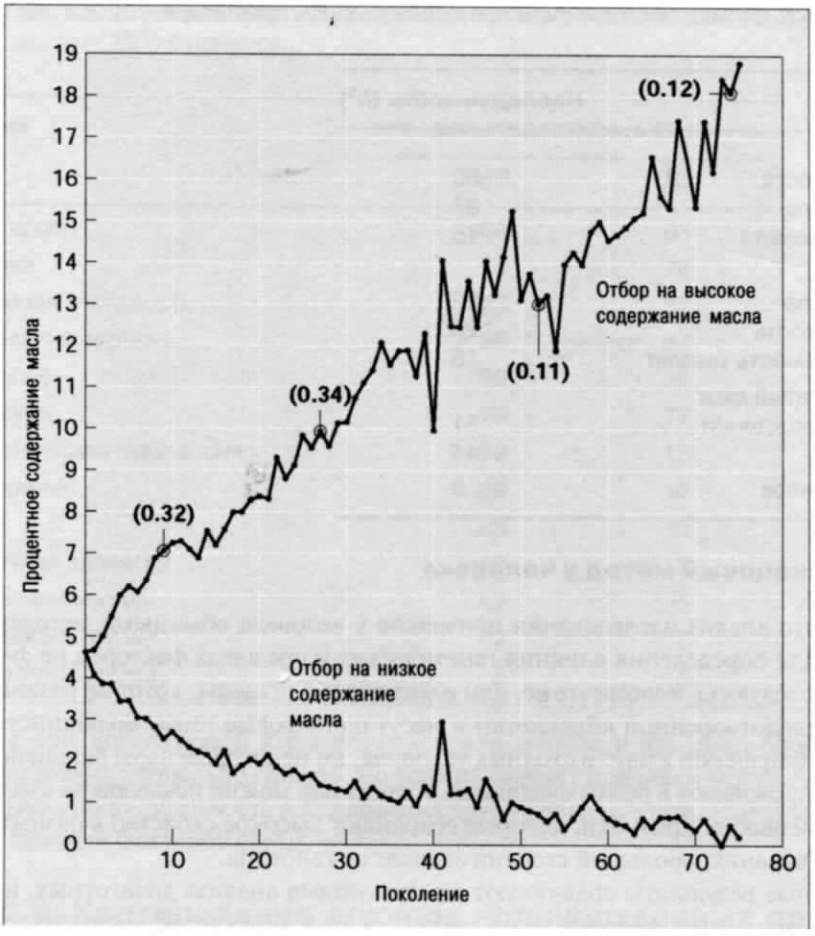


Рис. 6-7. Ответ на отбор по содержанию масла в зерновках кукурузы, прослеженный в 76 поколениях. Величины наследуемости показаны в скобках, в поколениях 9, 25, 52 и 76 у верхней кривой.

тожным. Судя по имеющимся данным, процесс длительного отбора уже приближается к этой точке.

Похожие вычисления по другим признакам, подверженным искусственному отбору у различных организмов, помогают выяснить эффективность отбора желаемого признака в данной популяции. В табл. 6.5 указаны оценки наследуемости некоторых признаков у разных организмов. Очевидно, что наследуемость различных признаков сильно варьирует.

Обычно наследуемость значимых для организма признаков мала, поскольку, в основном, она обусловлена генетически и за время эволюции вида стала оптимальной. Примерами таких признаков могут быть яйценоскость кур, размер кладки и темпы размножения у птиц. Менее значимые для выживания признаки, например масса тела, длина хвоста и крыльев, имеют более высокие показатели наследуемости. Оценки наследуемости, в узком смысле, полезнее, если они основаны на совокупности данных по многим популяциям и средам обитания. В таких случаях искусственный отбор дает высокие результаты.

Табл. 6.5. Оценки наследуемости признаков у разных организмов

Признак	Наследуемость (h^2)
Мышь	
Длина хвоста	60
Масса тела	37
Размер помета	15
Куры	
Масса тела	50
Яйценоскость	20
Вылупляемость цыплят	15
Крупный рогатый скот	
Вес при рождении	51
Удой	44
Число отелов	3

Близнецовый метод у человека

Очевидно, что анализ наследования признаков у человека обычными методами невозможен. Для определения влияния генетических и средовых факторов на фенотип человека исследуются **монозиготные**, или **идентичные** близнецы, которые развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки и несут одинаковые гены. Большинство монозиготных близнецов живут в сходных условиях, но некоторые пары близнецов разделяются и проживают в разных условиях. У таких пар можно исследовать сходство и различие признаков: признаки, которые сохраняют высокое сходство в разных условиях существования в большой степени зависят от генотипа.

Полученные результаты сравнивают с результатами анализа дизиготных, или неидентичных близнецов, которые развиваются из двух яйцеклеток, оплодотворенных двумя спермиями. Генетическое сходство между дизиготными близнецами такое же, как между сибсами (братьями и сестрами).

Другой подход состоит в определении величины **конкордантности** фенотипов у пар близнецов, выросших вместе. Близнецы считаются конкордантными по данному признаку, если он проявляется или не проявляется у обоих. Если у одного из близнецов пары признак экспрессируется, а у другого – нет, то они **дискордантны** по этому признаку. Сравнение величин конкордантности у моно- и дизиготных близнецов позволяет оценить наследуемость признака (табл. 6.6).

Эти данные требуют очень тщательного анализа. Если конкордантность у монозиготных близнецов приближается к 90–100%, то генетический вклад в экспрессию признака очень высок. В некоторых случаях, например, при наследовании групп крови или цвета глаз, это действительно так. Однако при одновременном заболевании корью, например, решающим будет фактор окружающей среды (вирус).

Полезнее определить различия между величинами конкордантности у моно- и дизиготных близнецов. Если у монозиготных близнецов конкордантность по признаку выше, чем у дизиготных, то этот признак, в основном, детерминирован генетически. Вообще следует ожидать, что у идентичных по генотипу близнецов конкордантность выше, чем у неидентичных. В случаях, когда конкордантность высокая как у моно-, так и у дизиготных близнецов (заболевание корью), высок вклад факторов среды.

Табл. 6.6. Конкордантность по разным признакам у монозиготных (МЗ) и дизиготных (ДЗ) близнецов

Признак	Конкордантность (%)	
	МЗ	ДЗ
Группа крови	100	66
Цвет глаз	99	28
Умственная отсталость	97	37
Заболевание корью	95	87
Цвет волос	89	22
Безрукость	79	77
Идиопатическая эпилепсия	72	15
Шизофрения	69	10
Диабет	65	18
Идентичная аллергия	59	5
Расщепленная губа	42	5
Деформация ступни	32	3
Рак молочной железы	6	3

Даже при значительной наследственной изменчивости признака определить тип его наследования довольно сложно. Во многих случаях признаки могут считаться полигенными, но полигенность наследования трудно доказать при существенном влиянии на признак факторов среды.

6.4. Картирование локусов количественных признаков (ЛКП)

Поскольку количественные признаки определяются многими генами, желательно знать о локализации этих генов на хромосомах: находятся ли они в одной группе сцепления или разбросаны по геному? Локализация, или хромосомное картирование генов, имеет большое значение при определении идентичности организмов. Гены, определяющие количественные признаки, картируют на хромосомах в локусах количественных признаков (ЛКП). Кроме того, разработаны более сложные методы картирования.

В качестве примера такой полигенный признак как устойчивость дрозофилы к ДДТ.

Для локализации генов, детерминирующих такую устойчивость, чувствительные к ДДТ линии мух скрестили с мухами – носителями доминантных генов – маркеров каждой из четырех хромосом *Drosophila*. В результате различных скрещиваний получили потомство, несущее маркерные хромосомы и хромосомы от чувствительных к ДДТ мух (рис. 6-8). Затем на мух воздействовали ДДТ и анализировали их выживаемость (чувствительность). Оказалось, что гены устойчивости к ДДТ локализованы на всех хромосомах дрозофилы, то есть они разбросаны по геному.

В настоящее время можно точно картировать эти гены с помощью молекулярных маркеров: сайты ЛКП определяются по отношению к маркерным сайтам. Эти марке-

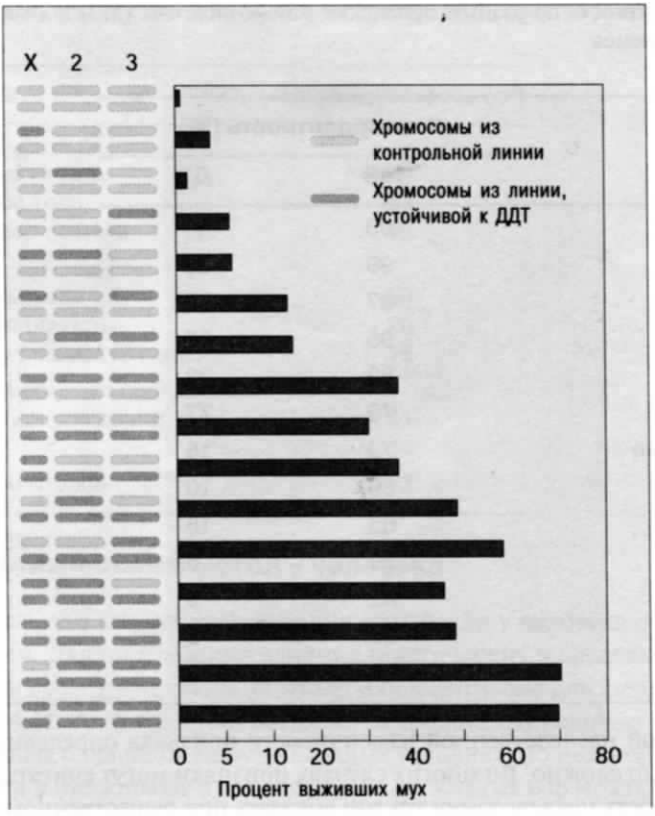


Рис. 6-8. Выживаемость мух, несущих хромосомы от чувствительных (контроль) и устойчивых к действию ДДТ мух. Результаты свидетельствуют о полигенном наследовании устойчивости к ДДТ, причем гены, локализованные на больших хромосомах, вносят весомый вклад в детерминацию этого признака. Хромосома 4 несет всего несколько генов и ею можно пренебречь.

ры называют еще **ПДРФ-маркерами** (полиморфизмами длин рестрикционных фрагментов), о чем будет подробно рассказано в главе 16.

ПДРФ-маркеры используются для картирования генов количественных признаков у многих сельскохозяйственных культур. У томатов, например, локализованы сотни ПДРФ-маркеров, которые локализованы на всех 12 хромосомах этого вида. Для картирования ЛКП на протяжении нескольких поколений анализируется потомство от скрещиваний растений с крайними противоположными признаками. Если маркерный и исследуемый признаки экспрессируются совместно, то говорят об их совместной сегрегации (косегрегации) Постоянно наблюдаемая косегрегация указывает на локализацию ЛКП поблизости от данного ПДРФ-маркера.

Всякий раз, когда за наблюдаемый признак отвечают и ПДРФ-маркер, и ЛКП, тесно сцепленные между собой, вероятность их ассоциации в ряду поколений выше, чем у локусов, сцепленных в меньшей степени. После локализации большинства ЛКП можно построить генетическую карту этих локусов.

С помощью ПДРФ-анализа проведено картирование генов томата, *Licopersicon esculentum*. Многие из идентифицированных генов отвечают за массу плодов, содержание в них сахара и кислот. Эти локусы картированы на всех 12 хромосомах томата,

причем некоторые хромосомы содержат несколько генов, детерминирующих эти три признака. Первоначально с помощью ПДРФ-маркеров были картированы небольшие участки хромосом, а не отдельные гены.

Стивен Тэнксли с сотрудниками успешно картировали гены, детерминирующие массу плода у томатов. Сейчас известно уже 28 таких ЛКП. Один из них – *fw2.2* – был выделен, клонирован и перенесен в растения других линий или сортов. Вес плодов у культурных томатов может достигать 1000 г, в то время как у диких предков томата плоды весят всего несколько граммов. С помощью ПДРФ-анализа было выявлено два аллеля локуса *fw2.2*. Один из этих аллелей обнаружен у диких мелкоплодных родственников культурного томата. Другой аллель присутствует в геноме всех крупноплодных окультуренных томатов. Если ЛКП, клонированный из мелкоплодных томатов перенести в геном крупноплодных, то трансформированные растения дают плоды на 30% меньшей массы. У исследованных сортов плоды уменьшились, в среднем, на 17 граммов, что соответствует фенотипическому эффекту единственного гена. В группе Тэнксли было обнаружено, что локус *fw2.2* включает ген *ORFX*, детерминирующий число плодолистиков, от которого зависит размер плода. Аллель, определяющий мелкие плоды, доминирует над аллелем, детерминирующим крупные плоды. Можно предполагать, что изменения генома, касающиеся этих двух аллелей, влияют на развитие плодолистиков и впоследствии – на размер плодов. Этот механизм отличается от действия мутаций, изменяющих последовательность ДНК и структуру кодируемого белка, что приводит к изменению размера (массы) плодов. Интересно, что ген *ORFX* по своей структуре близок человеческому онкогену семейства *ras*, вовлеченному в процесс малигнизации (см. главу 21).

Картирование ЛКП и определение их функций у сельскохозяйственных растений позволит усилить эффективность программ повышения урожайности этих культур. Анализ ЛКП у растений, несомненно, поможет исследованию сходных генов у животных и человека. Считается, что эти локусы вносят вклад и в так называемые сложные признаки, поэтому исследование ЛКП значительно расширит наши знания о генетическом контроле фенотипа.

Из книги: Тихомирова М.М. Генетический
анализ. ЛГУ. 1990г

3.3. АНАЛИЗ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

К количественным относят признаки, которые могут быть оценены путем подсчета или измерения. Например, число лепестков в цветке, число рядков в початке кукурузы, высота стебля растения (см), масса особи (кг), поведение человека (в единицах условной шкалы) и т. д.

Аналогичные признаки, но оцененные путем описания или органолептической характеристики как альтернативные, могут быть названы качественными. Например, растения: высокие — карлики; вкус: сладкий — горький; содержание цианида в клевере: высокое — низкое и т. д. Принципиальных различий между качественными и количественными признаками нет, если не считать того, что в случае качественного описания есть хорошо различимые альтернативы, а в случае количественной оценки, как правило, выстраивается непрерывный ряд фенотипических проявлений признака. Например, если оценивать высоту стебля растения в сантиметрах, то как высокие растения, так и карлики будут представлены непрерывным гауссовским распределением. Хорошо, если между этими двумя распределениями нет трансгрессии — захождения, а есть хиатус — разрыв, тогда можно, не прибегая к измерению, на глаз, разделить растения на две группы: высокие и карлики, например. Г. Мендель изучал наследование такого признака гороха, как его высота, и получил следующие результаты:

P ♀ нормальное × ♂ карликовое
F_1 нормальные
F_2 787 нормальных : 277 карликовых

Полученное соотношение в F_2 прекрасно совпадает с 3 : 1. Следовательно, различие между исходными формами — моногенное.

При скрещивании линий кукурузы с различным числом рядков в початке, было получено следующее:

P ♀ 18 × ♂ 10
F_1 14
F_2 18 : 16 : 14 : 12 : 10

Соотношение в F_2 1 : 4 : 6 : 4 : 1 (сумма 16) свидетельствует о том, что различие скрещиваемых форм дигенное, а тип взаимодействия генов — кумулятивная полимерия.

Ф. Хатт приводит пример со скрещиванием кур карликов и нормальных. Средняя масса карликов — 1,7, нормальных — 2,5 кг. В анализирующем скрещивании гибридов F_1 с карликами распределение животных по массе имело форму двувершинной кривой с двумя пиками (1,7 и 2,5 кг), трансгрессия была очень маленькой (в диапазоне от 1,9 до 2,3 кг) при общем размахе изменчивости от 1,1 до 3,3 кг. Подсчет числа животных, соот-

ветствующего двум половинам кривой, показал, что их соотношение 68 : 80, т. е. близко к 1 : 1.

Однако такие четкие различия получаются довольно редко. Дело в том, что количественные признаки, как правило, определяются большим числом полимерных генов. Кроме того, они относятся к числу признаков, на проявление которых оказывает большое влияние среда.

Не лишена интереса точка зрения Э. Вебер, которая считает, что при описании качественного признака человек бессознательно проделывает большую работу, в том числе и количественную оценку. Например, плод тыквы может быть круглым, дисковидным, овальным. Хорошо известно, что различие форм плода определяется двумя генами. А вот как человек оценивает форму при описании? Очевидно, определяется на глаз диаметр плода и его высота, сопоставляются эти величины между собой и только потом делается вывод о форме плода: круглая — овальная. Но этот пример демонстрирует, с точки зрения Э. Вебер, и то, что качественные признаки адекватнее тому, что детерминируют гены. Трудно представить себе, что ген может детерминировать длину или ширину листа (количественный признак), да и масса плода, очевидно, является интегральным признаком. Вот почему так труден генанализ количественных признаков.

Итак, характерная особенность количественных признаков — их непрерывная изменчивость. А следовательно, и методы анализа, которые используются в генетике количественных признаков, — особые. Это методы статистики. Родительские формы и гибриды характеризуются средним выражением признака — средней арифметической ($\overline{X}$), и изменчивостью — средним квадратическим отклонением (S) или дисперсией (S^2). Общие закономерности наследования сводятся к следующему:

1. Гибриды F_1 имеют $\overline{X}$ — промежуточное, кривая распределения также занимает промежуточное положение между родительскими.

2. Средние значения $\overline{X}$ признаков у особей F_1 и F_2 близки друг другу, но $S^2_{F_2} \gg S^2_{F_1}$, т. е. диапазон изменчивости признаков особей F_2 шире.

3. Кривая распределения признаков в F_b ближе к кривой распределения признаков того родителя, с которым скрещивали F_1.

4. В F_3 кривые распределения зависят от того, какой части кривой F_2 соответствуют признаки родительских форм. При различии исходных форм по небольшому числу генов в F_3 среди заложенных линий могут быть линии, константно поддерживающие свои признаки в последовательных поколениях и различающиеся между собой так же, как исходные формы. И наобо-

рот, если в F_3 можно получить такие линии, значит различие было по небольшому числу генов.

В качестве примера, иллюстрирующего сказанное, рассмотрим эксперимент Р. Эмерсона и Е. Иста по изучению наследования длины початка у кукурузы (табл. 9):

P ♀ сорт «Самб» × ♂ «Блэк Мексикен»
6,6 см 16,8 см
F_1 12,1 см
F_2 12,9 см

Если принять длину початка одной родительской формы за рецессивный признак — 6,6 см, а другой за доминантный — 16,8 см, то разность между ними 16,8—6,6 = 10,2 см можно рассмотреть

Таблица 9

Поколение	Общее число початков	Число початков длиной, см																$\bar{X}$	S	S^2
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21			
P_1	57	4	21	24	8														6,6	0,8	0,64
P_2	101									3	11	12	15	26	15	10	7	2	16,8	1,9	3,61
F_1	69					1	12	12	14	17	9	4							**12,1**	1,5	2,25
F_2	401			1	10	19	26	47	73	68	68	39	25	15	9	1			12,9	2,3	5,29

как результат действия доминантных аллелей. Если предположить, что различие родительских форм — дигенное, тогда каждая доминантная аллель удлиняет початок на 10,2 : 4 = 2,55 см. В F_1 теоретически ожидаемая (6,6 + 2·2,55) средняя длина початка 11,7 см. В F_2 — такая же, если принять, что расщепление в F_2 соответствует 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Результаты опыта очень близки к расчетным. Это позволяет предполагать, что различие форм определяется небольшим числом генов — двумя или тремя.

Надо сказать, что закономерности наследования количественных признаков начали изучать раньше, чем Г. Мендель установил закономерности наследования качественных признаков. Ф. Гальтон пытался определить, как наследуются такие признаки, как гениальность у человека, диаметр семян душистого горошка *Lathyrus odoratus* с помощью корреляционного анализа, и пришел к выводу, что потомки наследуют около 1/3 родительских отклонений от среднего. Коэффициент регрессии при определении роста родителей и потомков равен 0,625.

К. Пирсон продолжал развивать направление анализа, которое можно определить, как феноменологический подход.

Результаты, полученные методами статистики, принципиально отличались от результатов генанализа качественных признаков. Поэтому исследователи предлагали новые гипотезы, новые методы статистики, правда, дело продвигалось мало.

В 1941 г. К. Мазер предположил, что количественные признаки детерминируют главный ген — олигоген — и гены, изменяющие действие главного, — модификаторы. В 1940 г. Н. В. Тимофеев-Ресовский также предлагал ввести понятие главный ген на смену господствовавшей в то время гипотезе о полимерии, т. е. о том, что гены, детерминирующие количественные признаки, действуют однозначно (дупликатные гены, как называл их в 1914 г. В. Шэлл). Понятие «гены-модификаторы» было введено в 1919 г. К. Бриджесом.

В последнее время при изучении количественных признаков чаще используется дисперсионный анализ Р. Фишера, с помощью которого обрабатывают результаты циклических скрещиваний таким образом, чтобы можно было провести разложение дисперсий с вычленением взаимодействия факторов (в качестве факторов используются сорта, линии, семьи — материнские и отцовские). Причем все самки скрещиваются последовательно с одними и теми же самцами; у растений соответствующим образом производится переопыление. При проведении дисперсионного анализа исходят из гипотезы о том, что количественные признаки детерминируются многими генами (полигенные признаки) с аддитивным характером действия аллелей и генов, а каждый ген представлен двумя аллелями, откуда, кстати, и название скрещиваний — диаллельные (вместо циклические). Дисперсионный анализ позволяет установить комбинационные способности скрещиваемых линий (часто инбредных) и, кроме того, определять коэффициент наследуемости:

$$h^2 = \frac{S_q^2}{S_q^2 + S_e^2},$$

где S_q^2 — генотипическая, S_e^2 — остаточная, паратипическая, дисперсия, вызванная различными условиями внешней среды*.

Коэффициент наследуемости может принимать значение от 1 до 0, он показывает, какую долю от общего разнообразия признаков составляет разнообразие, обусловленное различиями генотипов. По сути дела, h^2 дает представление о том, насколько фенотип отражает генотип, и, следовательно, дает возможность заранее определить эффективность селекции. Чем ниже значение h^2, тем труднее вести отбор, так как все фенотипическое разнообразие в учитываемой группе особей возникает на фоне генотипического однообразия и обусловлено лишь варьирующими условиями среды. В последнее время чаще критикуют и реже используют определение h^2, однако и другие методы пока слабо разработаны. Сейчас все чаще предпринимают выращивание растений или содержание животных в эксперименте в экстремальных условиях (на провокационном фоне).

* Подробнее описание см.: *Рокицкий П. Ф.* Введение в статистическую генетику. Минск, 1974.

Очень удобным для изучения количественных признаков является *близнецовый* метод, или метод полсвинок у растений. Близнецы бывают двух типов — разнояйцевые (дизиготные — ДЗ) и одноЯйцевые (монозиготные — МЗ). Те и другие находятся в одинаковых условиях, воспитываются в одной семье. Поэтому изучение степени сходства (конкордантности) или различия (дискордантности) между одинаковыми признаками у этих двух групп близнецов дает возможность представить роль генотипа и среды в определении проявления признака. Так, конкордантность МЗ по полу, группам крови — 100%, по заболеванию туберкулезом — только 83%, а по сердечно-сосудистым заболеваниям — около 25%. Этот ряд чисел свидетельствует о том, что роль среды в определении перечисленных признаков неодинакова. Степень конкордантности по заиканию, например, у МЗ — 63%, а у ДЗ — 19%. Это подтверждает гипотезу о том, что к заиканию есть наследственное предрасположение, но роль среды в его проявлении очень велика.

Оценка доли наследственности (Н) в определении изменчивости признака может быть проведена по формуле:

$$Н = \frac{К_{мз} - К_{дз}}{100 - К_{дз}},$$

где $К_{мз}$ и $К_{дз}$ — процент конкордантности определенного признака соответствующих близнецов.

В рассмотренном примере

$$Н = \frac{63 - 19}{100 - 19} = \frac{44}{81} = 0{,}54,$$

т. е. доля изменчивости по признаку заикания, равная 54%, определяется разнообразием генотипов, остальная — условиями среды.

У растений потомство одной пары родителей делят на две части — половинки, и затем, поместив их в разные условия и сравнивая, можно учитывать роль генотипа и среды в определении признака, подобно тому, как это делают при изучении близнецов.

Трудность работы с количественными признаками преодолевается путем разложения сложного признака на простые. Так, например, хозяйственно важным признаком является масса руна у овец. Наследование его изучать очень сложно. Но его можно разложить на составляющие. Масса руна складывается из массы жиропота, примесей и чистой шерсти. Наиболее важна масса чистой шерсти. Она зависит, в свою очередь, от количества шерстинок и массы каждой из них. Масса шерстинки определяется ее длиной, тониной и удельным весом. По тонине волос делят на ость, пух и переходной волос. Наследование этих последних признаков изучать легче, так как известны формы, у которых различие по тонине волоса моногенное.

Во всяком случае при изучении количественных признаков нет методов, с помощью которых можно было бы точно установить число генов, по которым различаются скрещиваемые формы, тем более нельзя определить общее число генов, детерминирующих количественный признак, хотя попыток рассчитать эти показатели делалось и делается до сих пор очень много, но это специальная глава генетики.

В настоящее время при изучении наследования количественных и качественных признаков прибегают к помощи ЭВМ. Создают специальные пакеты программ. Например, для анализа признаков с использованием родословных (генеалогий) Э. Х. Гинзбургом создана система прикладных программ МАН-А1 и других в СО АН СССР.

Из книги: Орлова Н.Н. Генетический анализ.
МГУ. 1991г

IV.4
ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ. ВОЗМОЖНЫЕ МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Наличие четко различимых альтернативных дискретных проявлений признака характерно лишь для **качественных** признаков. Существует большое количество так называемых **количественных** признаков, проявляющих в большей или меньшей степени непрерывную изменчивость, при которой **значение признака изменяется не дискретно, а в той или иной степени.** Другими словами, различия между особями по количественным признакам **носят количественный характер** и требуют измерений. Закономерности наследования количественных признаков отличаются от таковых, описанных для качественных признаков.

В первом поколении от скрещивания особей, различающихся по количественному признаку (высокий×низкий, широкий×узкий, позднеспелый×раннеспелый и т. д.), как правило, *получают относительно однородную популяцию, промежуточную по сравнению с исходными формами.* Эта «промежуточность» необязательно средняя между ними. В F_2 признак проявляется аналогично, но его изменчивость обычно больше, чем в F_1 и у исходных форм, она описывается, как правило, кривой нормального распределения. В F_1 могут проявляться крайние отклонения, отсутствующие у исходных форм (положительная и отрицательная трансгрессия).

Другое отличие количественных признаков от качественных — *сильная зависимость их проявления от среды.*

Уже в первых работах по изучению наследования количественных признаков было показано, что они контролируются генами, передача которых от родителей к потомкам осуществляется в соответствии с менделевскими закономерностями.

Для описания и объяснения наследования количественных признаков предложено две основные модели.

Полигенная модель постулирует, что количественные признаки контролируются большим числом генов (десятками и больше),

причем каждый из них вносит в изменчивость признака малый, примерно одинаковый аддитивный вклад. Одной из задач изучения наследования количественных признаков на основе полигенной модели является учет средовых влияний на фенотипическое проявление признака. Для этого предлагаются такие способы, как стандартизация условий среды, например выращивание растений в фитотроне; методы поправок. Один из них связан с изучением различных средовых характеристик, влияющих на проявление признака, другой с использованием так называемых фоновых признаков. **Фоновый признак** — подвижный признак, коррелирующий с селекционируемым признаком. Он в основном должен определяться влиянием среды и лишь в малой степени — генотипом.

На основе полигенной модели предложены специфические методы описания наследования количественных признаков с помощью статистических характеристик, таких, как показатель наследуемости, учитывающий компоненты генотипической и фенотипической изменчивости, коэффициенты корреляции и др. На основе этой гипотезы построены различные математические модели, рассмотрение которых не входит в круг задач настоящего пособия. По мнению Гинзбурга, эта модель не является единственно необходимой, поскольку непрерывная изменчивость количественных признаков и малая эффективность отбора по ним могут быть объяснены и по-другому. Она неконструктивна, так как не предлагает удовлетворительной альтернативы менделевскому гибридологическому анализу. Кроме того, косвенные свидетельства о полигении, полученные при использовании специальных формул для оценки числа генов, контролирующих количественные признаки, недостаточно убедительны, так как дают очень большое смещение (Гинзбург, 1984).

Действительно, при полигении менделевский анализ становится практически невозможным, так как на его основе, как уже указывалось выше, можно определить лишь ограниченное число генов на больших выборках, чего во многих случаях не имеет исследователь.

Олигогенная модель предполагает, что количественные признаки контролируются сравнительно небольшим числом генов (4—5), передаваемых согласно Менделю. Характер их взаимодействия необязательно аддитивен — может проявляться эпистатическое, комплементарное взаимодействие, что должно приводить к сокращению числа фенотипических классов в расщеплении. В этом случае наследование количественного признака не может быть описано нормальным, биноминальным или каким-либо другим распределением, но может быть предметом гибридологического анализа. Действительно, в тех случаях, когда количественные признаки подвергались менделевскому анализу, были выявлены немногие гены, что свидетельствует в пользу олигогенной модели.

В этих работах была показана возможность разбиения всех генов, контролирующих количественный признак, на *иерархические группы*, что дает возможность сократить число генов при описании наследования соответствующего количественного признака. Тем более, что разнообразие вариантов количественного признака в конкретных средовых условиях может быть реально обусловлено сравнительно малым числом генов. Например, в работе Ю. А. Филипченко было показано, что такой количественный признак, как длина колоса у пшениц, контролируется *тремя группами генов*. К первой группе относятся гены C и S. Ген C уменьшает длину колоса, ген S влияет на длину междоузлий. Ко второй группе относятся три гена удлинителя колоса L_1, L_2, L_3; третья группа содержит гены наиболее слабого действия, контролирующие плотность колоса, причем эти гены эпистатируются генами из I и II групп. Таким образом, имеется экспериментальный материал, показывающий, что существуют количественные признаки, которые хорошо описываются с позиций олигогенной модели.

К сожалению, методы изучения наследования количественных признаков на основе этой модели не разработаны.

ЛИТЕРАТУРА

Бочков Н. П., Захаров А. Ф., Иванов В. И. Медицинская генетика. М., 1984. С. 120—123, 152—153.

Вагнер Р., Митчелл Г. Генетика и обмен веществ. М., 1958. С. 220—224, 259—262.

Ватти К. В., Алексеевич Л. А. Сравнительная генетика и онтогенетика окрасок у животных//Физиологическая генетика. Л., 1976. С. 326—349.

Гинзбург Э. Х. Описание наследования количественных признаков. М., 1984. С. 3—19, 32—36, 71—79, 83—100.

Захаров И. А. Курс генетики микроорганизмов. Минск, 1978. С. 80—93.

Кузин Б. А., Гинтер Е. К. Проявление генов v и cn после культивирования глазных имагинальных дисков *Dr. melanogaster* в имаго//Генетика. 1970. Т. VI. № 12. С. 139—142.

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М., 1985. С. 167—258.

Федоров В. С. Генетика ржи. Сообщение III. Наследование антоциановой окраски, воскового налета и ветвистоколосости у ржи//Исследования по генетике. Л., 1964. С. 100—109.