

**Ю.А. Филиппченко**

**Частная генетика. Часть 2.  
Животные**

**Москва  
«Книга по Требованию»**

УДК 57  
ББК 28  
Ю11

Ю11 **Ю.А. Филиппченко**  
Частная генетика. Часть 2. Животные / Ю.А. Филиппченко – М.: Книга  
по Требованию, 2014. – 280 с.

**ISBN 978-5-458-47787-1**

**ISBN 978-5-458-47787-1**

© Издание на русском языке, оформление  
«YOYO Media», 2014

© Издание на русском языке, оцифровка,  
«Книга по Требованию», 2014

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

[www.samizday.ru/reprint](http://www.samizday.ru/reprint)



## ПРЕДИСЛОВИЕ.

В предисловии к первой части этой книги, посвященной растениям, было уже сказано, что я понимаю под *частной генетикой*, и каков будет общий план книги. Во второй части последовательно рассматривается генетика главнейших домашних животных: грызунов, с которых пришлось начать как с наилучше изученных в генетическом отношении, лошади, крупного и мелкого рогатого скота, свиньи, собаки и кошки, а также курицы. Отдел, посвященный птицам, следовало бы изложить подробнее, чему, однако, помешала необходимость не выходить из известных пределов, намеченных для объема книги.

Когда—год тому назад—писалась ее первая часть, посвященная растениям, я не раз встречал ряд затруднений, неизбежных при ориентировке в довольно чуждой мне ботанической области, но их помогало преодолеть сознание, что при этом будет дана действительно полезная для наших растениеводов сводка того, что сделано по главнейшим культурным растениям.

Совсем с иным чувством писалось в этой второй части большинство важнейших для животноводов глав: о крупном рогатом скоте, овце, козе и другие. Здесь все время чувствовалось, что по генетике этих форм известно крайне мало, ряд данных более чем сомнителен, и с ними трудно уверенно считаться.

Однако, конечный вывод обеих частей этой книги один и тот же, а именно—признание полной необходимости дальней-

шей энергичной работы по частной генетике, работы, в которой русские растениеводы и животноводы не только *могут*, но и *должны* принять оживленное участие. Знание же того, что сделано до сих пор и чего еще не сделано, есть основной залог успеха каждой работы, и без такого знания дело не может подняться выше простого кустарничания, случаи которого, к сожалению, имели уже место в русской литературе. Притти на помощь тому, кто хочет научно работать в области частной генетики, является главной задачей обеих частей этой книги.

Октябрь 1927 года.

---

## ГРЫЗУНЫ:

КРОЛИК (*Oryctolagus cuniculus* L.), МОРСКАЯ СВИНКА (*Cavia porcellus* L.), КРЫСЫ (*Epimys norwegicus* Erxl. и *E. rattus* L.), МЫШЬ (*Mus musculus* L.)

К отряду грызунов (Rodentia) относятся самые мелкие из домашних млекопитающих, и это обстоятельство в связи с их быстрым размножением<sup>1</sup> сделало их давно уже обычнейшими лабораторными животными, почему и генетика этих форм изучена лучше, чем генетика каких-либо других млекопитающих. Начиная наш обзор с представителей данного отряда, мы должны сказать несколько слов об их систематическом положении и происхождении.

Кролик (*Oryctolagus cuniculus* L.) относится вместе с различными зайцами к семейству Leporidae, при чем образует в нем особый род, а наши обычные зайцы—русак и беляк—относятся к другому роду—*Lepus* (*L. europaeus* Pall. и *L. timidus* L.) Родиной кролика является Испания, где он был приручен около начала нашей эры и затем распространился по другим странам. Как известно, дикие кролики весьма обыкновенны до сих пор в южной и средней Европе.

Морская свинка (*Cavia porcellus* L., называемая иногда *C. cobsaya*) относится к южно-американскому семейству Caviidae и была привезена в Европу из Америки в XVI столетии. Ее дикий предок долгое время возбуждал ряд сомнений, при

<sup>1</sup> Все домашние грызуны приносят молодых по несколько раз в год. Беременность у кроликов и крыс продолжается около месяца, у мышей около 3 недель, при чем самки этих форм приносят от 4 до 12 детенышей. Морская свинка размножается медленнее других: беременность у нее продолжается 9 недель, как у более крупных млекопитающих (собака, кошка), и детенышей бывает обычно два, реже три или четыре.

чем обычно принималось, что им является бразильский вид *Cavia aperea* Erxl. Однако, исследования Неринга делают более вероятным, что наши домашние свинки происходят от близко родственного аперее вида—*Cavia cutleri* Benn., который водится в Перу и содержался в качестве домашнего животного еще инками.

Крысы и мыши относятся к самостоятельному семейству грызунов Muridae (подсемейство Murinae). Крыс выделяют теперь в особый род *Erimys*, довольно богатый видами, к числу которых принадлежит как более обычная у нас рыжая крыса, или пасюк (*Erimys norvegicus* Erxl., синоним—*Mus decumanus*), так и более редкая черная крыса (*Erimys rattus* L.) Домовая мышь образует особый вид в богатом видами роде *Mus*—*Mus musculus* L. Эти три наших обычных захребетника живут с человеком с незапамятных времен; повидимому, все они имеют азиатское происхождение.

## *I. Менделистический анализ.*

### *1. Окраска.*

У всех грызунов в состоянии одомашнения вместо свойственной их диким предкам серой окраски („окраски-агути“ английских авторов) появляется ряд цветовых рас, при том столь многочисленных, что даже точный учет всех их является делом нелегким. Изучение наследования этих различных окрасок в большинстве случаев не представляет особенного труда, и благодаря этому данный вопрос был первым, на котором законы Менделя и вообще менделистический анализ были приложены к представителям животного царства.

Вторичное „открытие“ законов Менделя де-Фризом, Корренсом и Чермаком имело, как известно, место весной 1900 года; в 1901 году появились первые работы Корренса и Чермака над наследованием некоторых особенностей у растений, и только в 1902 году вышла первая работа французского зоолога Кэно под заглавием: „Закон Менделя и наследование окраски у мышей“, в которой сообщались данные о наследовании по Менделю серой и белой окраски у этих грызунов. За этим сообщением под тем же заглавием последовал ряд

следующих (2—6: 1903—1908), к которым присоединились работы Аллена (1904), Дарбишера (1903, 1904), мисс Дёрэм (1908, 1911) и других, так что в течение первого десятилетия менделизма главнейшие окраски мыши были менделистически более или менее анализированы.

Тот материал, с которым Кэно начал свою работу над **мышами**, был очень небогат и, повидимому, первоначально состоял всего из двух форм. По крайней мере, в своем первом сообщении (1902) он говорит лишь о случае моногибридного скрещивания серой и белой мыши с последующим расщеплением их потомков на эти два типа в отношении 3:1 (198 серых — 72 белых). Однако, уже в следующей второй работе (1903) Кэно описывает появление в потомстве этих гибридов мыши черного цвета, оказавшейся также редессивной к серым мышам, и в связи с этим существование различных сортов альбиносов: в частности альбиносов от серых и альбиносов от черных мышей.

Все это привело Кэно к установлению весьма важного факта, что во многих случаях в зиготе должны встретиться два различных гена, чтобы появился тот или иной внешний признак—например, известная окраска. В частности для развития отдельных окрасок у мышей нужны особые гены, вызывающие развитие у животного, как он выражался, различных диастаз или тирозиназ этих пигментов. Такой ген для серой окраски Кэно обозначает символом *G*, для черной окраски—*N* и для желтой окраски—*I*. Однако, чтобы животное развило окраску, нужно, чтобы у него помимо той или иной тирозиназы имелась бы и хромогенная субстанция или хромоген. Последний возникает лишь в присутствии особого основного гена окраски, или определителя хромогена—*C*; если вместо этого гена имеется его антипод *A*, животное остается альбиносом, заключая ген определенной окраски в скрытом виде.

Не довольствуясь подобными буквенными обозначениями для отдельных генов, Кэно впервые ввел в обиход генетического исследования так называемые *наследственные формулы*, показывающие, какие именно зачатки присущи данной форме. В виду той большой роли, которая принадлежит этим

формулам до настоящего времени, нельзя не признать заслугу Кэно в деле этого нововведения очень большой.

Познакомившись позже кроме черных и желтых мы с мышами бурого или шоколадного цвета, для которых им был установлен особый ген *B*, Кэно дает в своей четвертой работе (1905) следующие формулы для известных ему цветовых рас мышей:

|                  |                                                              |
|------------------|--------------------------------------------------------------|
| серая . . . . .  | <i>CCGG — CCGN — CCGB</i><br><i>CAGG — CAGN — GAGB</i>       |
| черная . . . . . | <i>CGNN — CCNB</i><br><i>CANN — CANB</i>                     |
| бурая . . . . .  | <i>CCBB — CABB</i>                                           |
| желтая . . . . . | <i>CCIG — CCIN — CCIB</i><br><i>CAIG — CAIN — CAIB</i>       |
| белая . . . . .  | <i>AA</i> + различные сочетания<br>генов <i>G, N, B, I</i> . |

Различие между формами строения *CC* и *CA* ( $=CC$  и  $Cc$  по современному способу написания) вполне понятно: первые гомозиготны в смысле основного гена окраски, вторые содержат в гетерозиготном виде ген альбинизма. Что касается до отношения друг к другу генов различных окрасок, то по Кэно *I* доминирует над *G, N* и *B*; *G* доминирует над *N* и *B*, и *N* доминирует над *B*, что и объясняет наибольшее разнообразие генотипов среди желтых и серых мышей и наименьшее среди бурых мышей.

Приведенные формулы относятся к тому самому раннему периоду менделизма, когда доминантный и рецессивный члены каждой пары аллеломорф обозначались разными буквами вместо сделавшегося вскоре после этого общепринятым обозначения доминантного признака большой буквой и рецессивного малой (как делал в свое время еще Мендель). Таким образом, вместо противопоставления *C* и *A* и некоторых других (см. дальше) необходимо говорить о *C* (окраска) и *c* (альбинизм) и т. д.

Помимо этого в построениях Кэно имелись два пункта, относительно которых мнения других исследователей несколько разошлись с его мнением. Во-первых, он рассматри-

вал гены-возбудители окрасок- $G$ ,  $N$ ,  $I$  как аллеломорфы, доминирующие одна над другой. Однако, вскоре после разработки Бэтсоном теории присутствия-отсутствия и понятий об эпистазе и гипостазе его ближайшая сотрудница мисс Дёрэм (1908) свела установленные уже до нее Кэно гены окраски у мыши к нескольким аллеломорфам:

$Y — y$                        $G — g$                        $B — b$                        $Ch — ch$ ,  
желтый не-желтый    серый не-серый    черный не-черный    бурый не-бурый

откуда

желтая мышь . . . . .  $CYGBCh$   
серая мышь . . . . .  $CyGBCh$   
черная мышь . . . . .  $CygbCh$   
бурая мышь . . . . .  $CygbCh$ ,

так как ген  $Y$  эпистатичен ( $>$ ) над генами  $G$ ,  $B$  и  $Ch$ , ген  $G$  — над генами  $B$  и  $Ch$  и ген  $B$  — над геном  $Ch$ .

Второй пункт разногласий заключается в истолковании отношения черного и бурого цвета друг к другу. Первоначально (1904, 1905) Кэно допускал для них особые гены ( $N$  и  $B$  — см. выше), но затем (1907) он склонился к мысли, что имеется пара генов, один из которых ( $F$  — *foncé*) вызывает полное развитие пигмента, а другой ( $D$  — *dilué*) ослабляет данную окраску (наши современные факторы интенсивности). Серая и черная мышь содержит кроме своих характерных генов ( $G$  и  $N$ ) ген-усилитель окраски  $F$ , а с заменой его ослабителем  $D$  получается из черной мыши бурая, а из серой — коричнево-серая, так что

серая . . . . .  $CGF$     коричнево-серая . .  $CGD$   
черная . . . . .  $CNF$     бурая . . . . .  $CND$

Мисс Дёрэм (1908) подтвердила наблюдения Кэно о взаимотношении серой и коричнево-серой окраски, но показала, что его взгляд на отношения черной и бурой ошибочен. Действительно, имеется особая пара генов интенсивности, обозначаемая Дёрэм как  $D$  (усилитель) и  $d$  (ослабитель). Однако, для серого, черного и бурого (шоколадного) цвета имеются

особые аллеломорфы (см. выше), при чем производимый этими генами эффект с заменой гена  $D$  геном  $d$  ослабляется: серый в коричнево-серый, черный в голубой и бурый в светло-бурый. Формулы этих окрасок по Дёрэм имеют такой вид:

$CGBD$  . . серая (agouti)     $CGBd$  . . коричнево-серая\* (cinnamon agouti)

$CgBD$  . . черная (black)     $CgBd$  . . голубая (blue)

$CgbD$  . . бурая (chocolate)     $Cgbd$  . . светло-бурая (silver-fann)<sup>1</sup>

Помимо названных здесь цветовых рас мышей и их альбиносов нередко попадаются частично-белые, или пятнистые, мыши. Кэно установил пару специальных генов, один из которых ( $U$ ) делает животное одноцветным, а под влиянием другого ( $\rho$ ) возникают различные степени белой пятнистости (1904). Последний является рецессивным и в сущности распадается на ряд отдельных генов  $\rho_1, \rho_2, \rho_3, \dots, \rho_8, \rho_9, \rho_{10}$ , из которых имеющие наименьший показатель ( $\rho_1, \rho_2$ ) наиболее близки к доминантному гену одноцветности ( $U$ ), а с наибольшим показателем ( $\rho_9, \rho_{10}$ ) граничат уже с настоящим альбинизмом. При скрещивании более слабые степени пятнистости доминируют над более сильными ( $\rho_1$  над  $\rho_2, \rho_2$  над  $\rho_3$  и т. д.), при чем подбор здесь явно оказывает свое действие (путем выделения известных генотипов). С точки зрения наших современных представлений можно сказать, что гены различных степеней пятнистости вместе с геном одноцветности образуют одну обширную множественную аллеломорфу, значение которых стало ясным гораздо позднее.

Желтая окраска мышей привлекла специальное внимание исследователей. Ген, от которого она зависит (именно  $I$ ), был впервые установлен Кэно (1904), который вскоре убедился, что гомозиготных желтых мышей не появляется вовсе и все полученные им от двух желтых мышей желтые же экземпляры (числом 81) были гетерозиготны в отношении фактора  $I$ . Это заключение нашло себе полное подтверждение в работах Дёрэм

<sup>1</sup> Цветная таблица этих 6 окрасок мыши дана в известной книге Бэтсона о менделевских основах наследственности (1909).

(1908, 1911), Кастля и Литтля (1910) и других авторов<sup>1</sup>. Таким образом, все желтые мыши, с которыми имели дело Кэно и мисс Дёрэм, обладали особым фактором  $I$ , эпистатичным к другим генам окраски. Однако, позже Гагелдурн (1909) описал особый сорт таких желтых мышей, окраска которых гипостатична ко всем другим факторам окраски, и при скрещивании этих мышей с бурыми в  $F_1$  доминировала бурая окраска. Очевидно, у мышей имеется две генотипически различных желтых окраски: одна эпистатичная над всеми другими (от гена  $I$ ), другая гипостатичная даже к бурой, и порядок мастей в смысле эпистаза здесь таков: желтый I—серый—черный—бурый—желтый II. Как мы дальше увидим, второй тип желтой окраски зависит от основного гена окраски— $C$ .

Нам остается упомянуть только об одной паре генов из числа найденных еще Кэно и другими первыми исследователями генетики мыши. Члены этой пары являются факторами интенсивности и в отличие от первой пары подобных генов ( $D-d$  см. выше) влияют не только на окраску шерсти, но и на цвет глаз. Кэно (1907) обозначил эти гены символами  $M-E$ , Кастль и Литтль (1909) символами  $P-p$ , мисс Дёрэм (1911)— $E-e$ .

При доминантном члене этой пары аллеломорф ( $P$  или  $E$ ) шерсть является окрашенной в свой нормальный цвет, а глаза черными. Если же в зиготе данная аллеломорфа представлена ее рецессивным геном ( $p$  или  $e$ ), глаза становятся красными при окрашенной шерсти, при чем окраска последней делается бледнее: из черной становится лиловой, из бурой—цвета кофе с молоком, из серой—серовато-желтой.

<sup>1</sup> Таким образом, скрещивание двух желтых мышей  $Ii \times Ii$  приводит к образованию двух генотипов  $Ii$  и  $ii$  в отношении 2 : 1, так как третьего генотипа— $II$ —при этом не возникает. Ибсен и Стейгледер (1917) и Киркэм (1919) показывали, что мыши последнего типа отмирают во время развития, еще в теле матери, так как ген  $I$  относится к числу летальных генов. Недавно Дэнфорс (1927) установил, что кроме этих двух эффектов (желтой окраски и летального действия) ген  $I$  имеет еще и третий, а именно вызывает сильное ожирение, развивающееся у желтых мышей после наступления половой зрелости и резко отличающееся их от мышей других цветов. Здесь мы имеем дело, таким образом, с тем, что часто обозначается как *плейотропное действие генов*.

Так, при первом знакомстве с подобными формами Кэно (1907) скрестил полученного им сероватожелтого самца с красными глазами и самку-альбиноса от черных ( $CC\text{ }ee \times cc\text{ }EE$ ). Все  $F_1$  состояло из окрашенных в серый цвет мышей с черными глазами ( $Cc\text{ }Ee$ ), а в  $F_2$  произошло расщепление на окрашенных черноглазых ( $CE$ ), окрашенных красноглазых ( $Ce$ ) и альбиносов ( $ce$ ) более или менее в отношении 9:3:4.

Мы изложили данные менделистического анализа главной окраски у мыши, руководясь работами, главным образом, Кэно и мисс Дёрэм. Одновременно с ними к таким же результатам приходили и другие авторы—Аллен (1904), Дарбишер (1903, 1904), Шустер (1905) и другие, работы которых имеют, однако, меньшее значение, а в 90-х годах, еще до знакомства с законами Менделя, Гааке (1895, 1897) и Гвайта (1898), скрещивая мышей, наблюдали отношения, вполне совпадающие с менделистическими.

Переходя к окраске **крыс**, приходится отметить то же самое. Еще лет за 20 до вторичного открытия законов Менделя Крампё (1877, 1884) опубликовал свои исследования над скрещиванием рыжих крыс различной окраски. Бэтсон в 1903 году проанализировал эти данные (как и такие же данные Гвайта о мышах) и показал, что они в значительной мере совпадают с требованиями, вытекающими из закона Менделя. Несколько позже все это было подтверждено уже на основании специальных опытов Донкастером (1905) и Мёджем (1908).

Согласно всем этим исследователям у рыжих крыс имеются три аллеломорфы, вполне сходные с таковыми же у мышей. К первой относится противоположность между окраской и альбинизмом ( $C$ —с большинства авторов), которые при скрещивании ведут себя так, как и у мыши. Вторая аллеломорфа включает в себе серую и черную окраску, из которых первая доминирует над второй. Если мы обозначим ген, от которого зависит серая окраска, как  $G$ , черная будет  $g$ , хотя несомненно должен быть еще особый ген, обуславливающий появление черного пигмента (вроде  $N$  или  $B$  у мышей). Третья аллеломорфа крысы включает в себе противоположность между одноцветностью и пятнистостью, из которых последняя, как у мыши, является рецессивной (ср. гены  $U$  и  $P$  Кэно).