

A KVANTITATÍV JELLEGEK ÖRÖKLÉSELMÉLETÉRŐL

FÁBIÁN GYULA

(Érkezett: 1955. május 31-én)

A genetikai irodalom „kvantitatív jelleg” kifejezése a kontinuum variálás vizsgálatával kapcsolatban terjedt el széles körben. A kvantitatív-mennyiségi és kvalitatív-minőségi jelleg szembeállítás csak célszerűségi szempontból fogadható el. Mint tudjuk a helyes biológiai szemlélet az, ha a szervezetet mint egységet tekintjük és nem kiragadott bélyegekkel foglalkozunk. Természetesen gyakorlatban a vizsgálat csak az egyes bélyegek analiziséből indulhat ki. Mégis több kvantitatív és kvalitatív bélyeg szeparált megvizsgálása után, ha céltudatosan választottuk ki ezeket, megvan a mód az egységben való szemléletre. Ilyen például az, amikor arról beszélünk, hogyan öröklődik az, amit összefoglalva „vadságnak” nevezünk, szembeállítva a domesztikált állapottal, vagy „fajhibrideket” vizsgálunk stb.

SZABÓ (1938, 37) a megváltozások osztályozásakor — függetlenül eredetüktől és öröklhetőségüktől — mennyiségi és minőségi variációkat különböztet meg. A mennyiségi jellegű variációk lehetnek folytonos (kontinuum) típusúak, amikor a variánsok méretük szerint folytonosan sorba rendezhetők, a méretek nem egész számúak, hanem egymásba fokozatosan átmennek, minden elképzelhető méretben (súly, nagyság, testméretek, szervek súlya, méret index, élettani reakciókat jelző értékek, „hozam”, színezet mennyiségileg stb.). Nem-folytonosnak (diszkontinuum) nevezi SZABÓ azokat a szintén mennyiségi variálás körébe tartozó eseteket, ahol a variánsok számolható tulajdonságban térnek el egymástól és egész számmal jellemezhetők (porzók száma, uszonyugarak száma, ujjak száma, csigolyák száma, virágzatban virágok száma stb.).

Ilyenek tehát azok a bélyegek, amelyeket általánosítva „kvantitatív jellegek” néven említünk.

Ezekkel szemben állnak a kvalitatív-minőségi bélyegek, mint például a színezet minőségileg, a kültakaró struktúrái, fejlődési rendellenességek, ferment hatás kiesések stb.

Örökléstani szempontból a mennyiségi variálás elemzése több szempontból fontos, akár az örökléstan elmélete, akár az elmélet gyakorlati alkalmazása felől közeledünk a kérdéshez. Ilyen szempontok:

1. Bár van több eset, amikor kvantitatív sajátságok mono- vagy dihibrid hasadást mutatnak (mendeli borsó és más esetek, vö. BARTELS 1940), mégis általában a kvantitatív jellegek variálását a hibrid utódokban nem lehet egyszerű mendeli számarányokkal kifejezni és megjósolni. SEREBROVSKY még 1928-ban írt cikkében is azt mondja, hogy: „a mendeli analízis igen egyszerű oly esetekben, ahol a két rasszkülönbség éles és határozott. De ha

a jelleg hovatarozása, megléte, vagy megnehléte csak bizonyos valószínűséggel állapítható meg, fokozatok vannak, a mendeli analízis csaknem kivihetetlen”.

2. Környezeti hatásváltozásokra a kvantitatív jellegek élénken reagálnak.

3. Szelekcióval befolyásolni lehet a kvantitatív jellegek megjelenését.

4. A kvantitatív jellegek a növénytermesztésben és állattenyésztésben a produktivitással szorosan összefüggő bélyegek.

5. Kvantitatív jellegekkel kapcsolatban ismert a heterózis jelensége.

6. Reciprok hibridek eltérései kvantitatív jellegeiken keresztül mérhetők a legegyszerűbb módon.

7. A fajhibridek és földrajzi fajták transzgredáló bélyegei szintén a kvantitatív jellegek örökléstípusait mutatják.

(A mennyiségi variálás, diszkontinuus, számolható jellegekre vonatkozó tanulmányozása is a fentiekben említett problémákkal kapcsolatos. WRIGHT (1934) tanulmánya a különböző lábujj számú tengeri malac beltenyésztett vonalak keresztezésével kapcsolatban, arra mutatott rá, hogy a látszólag mendeli számarányok szerint hasadó F_2 és visszakeresztett generációk megjelenése mellett is a kvantitatív jellegöröklés esetével állunk inkább szemben. A látszólagos szegregáció oka az, hogy a fölös számú ujjak megjelenése csak egy küszöbérték elérésekor következik be.)

A heterózis kérdés, a reciprok hibridek eltéréseiből levonható következtetések, a fajhibridek és földrajzi fajták jellegeinek kérdése ma már a kvantitatív jelleg öröklés problémakörének önálló fejezeteivé nőttek. Itt a továbbiakban, a kvantitatív jellegek öröklélméletének általános kérdéseivel foglalkozunk, különös tekintettel a gyakorlati alkalmazhatóságukra.

I. Hogyan lett a kvantitatív jellegek öröklésének kérdéséből önálló genetikai probléma?

A kvantitatív jellegek öröklésének kérdése éppoly régi, mint magának az átöröklés kérdésének tudományos problémaként való megfogalmazása. Bár LAMARCK és DARWIN is foglalkoztak az öröklés kérdésével, mégis a MENDEL-szabályok újra felfedezése előtti időben a legteljesebb genetikai elméletet NAUDIN (1863) fejlesztette ki. Ebben az elméletben megkülönböztette a hibridizációnak azt az esetét, amelyben mindkét szülőtől levezetett „elemek” oly finom eloszlásban vannak meg az utódokon, hogy szem el nem tudja választani a tökéletesen egybefolyó „jelleg emulziót”. NAUDIN ennek az örökléstípusnak bemutatására olyan példákat hozott fel, amelyet a későbbi genetikai irodalom kvantitatív jelleg öröklés típusba sorolna.

GALTON (1889) statisztikai adatai alapján bevezetett regressziótörvénye és az ősrörtség törvény szintén kontinuus variálás (termet), tehát kvantitatív jelleg öröklélmélet körébe tartozik.

TIMIRJAZEV (1890, 1943) az összetett öröklés (két szülő) egyik aleseleként említi a szülői jellegek összeolvadását. Még CORRENS is (1901) elkülönítette a tipikus mendelezéstől bizonyos kvantitatív jellegek öröklődését a kukoricánál.

A probléma önálló formában először talán legvilágosabban CASTLE et al. (1909) munkájában merül föl, amelyben a rövid és hosszúfülű nyúl-

fajták hibridjeinek analízise alapján bevezette a „blending inheritance” fogalmát. Erre talán „összekeveredő-, egybefolyó-, fokozatosan átmenő öröklés” kifejezések legalkalmasabbak magyarul. A „konstans intermediár” kifejezés, a Valencia viszonyokra mutató elnevezés, szintén használatos. CASTLE 1905-ben kezdte el közölni az eredményeit különböző közleményekben. A vizsgálatok kiterjedtek a fülhosszúságra, a testsúlyra, a vázrészek méreteire, színzetre és rajzolatra. A fülhosszúságra vonatkozó eredményeket várták érdeklődéssel, mert 1905-ben egy előzetes közleményben bejelentette, hogy a fülhosszúság a nyúlál a „blending inheritance” típust követi. A hibridek állandó intermediár állásban maradnak további generációkban is. A 220 mm fülhosszúságú kosorrú és egy 105–115 mm fülhosszúságú más házinyúl beltenyészített vonalaival végezte a kísérleteket. Az eredmények kiértékelését számos hibaforrás nehezítette meg, amelyeket azért sorolunk itt fel, mert jellemzőek a kvantitatív jelleg kísérletek lehetséges hibáira.

a) A fülhosszúságot befolyásolják a külső körülmények, mint a táplálék mennyisége és minősége.

b) A fülhosszúságot indirekt befolyásolja az ellésszám.

c) A rövidfülű kisebb, a kosorrú nagyobb termetű fajta. Az első növekedési periódusa rövidebb, mint az utóbbié. Ezért a hasonló korúak mérése nem hasonlítható össze teljesen.

d) Vértelfrissítő keresztezések rendkívül erős fiatalokat adnak, amelyekben a nagyobb növekedés nagyobb fület is eredményez.

e) Betegségek zavarhatják a képet.

CASTLE mindezeket figyelembe véve és beleszámítva az eredményekbe, a következőket állapította meg:

1. A különböző fülhosszúságú nyulak keresztezésekor az utódok intermediár fülhosszúságúak.

2. Az F_2 generáció se nem jobban, se nem kevésbé variál, mint az F_1 . Mendeli számarányok szerinti hasadásnak, a nagyszülőkre jellemző fülhosszúság újra felbukkanásának nincs nyoma. A hibridek modifikációs szélessége átmeneti a két szülői típus modifikációs szélessége között.

3. Nemi befolyás nincs.

CASTLE kísérleti eredményeinek első interpretációja tehát arra mutat, hogy a XIX. században túlnyomórészt uralkodó genetikai felfogás a kvantitatív variálást mutató jellegek öröklésmódjáról — azaz, hogy végleges összekeveredés lehet, — még 1905-ben is tartotta magát. Az az elgondolás, hogy egy jelleg különböző fokozatban való megjelenését több független örökletes faktor hatása hozza létre, MENDEL-nél (1865, cit. ap. BARTELS) merült fel először, de a maga idejében nem volt még hatása. (*Phaseolus multiflorus* vulgaris virágszínezet.) A mendel-szabályok újra felfedezésekor (1900) a figyelmet elsősorban a jól kielemezhető kvalitatív variánsok vonták magukra. Később azonban NILSSON—EHLE (1909) búza és zab keresztezési kísérletei és tőle függetlenül EAST (1913) kísérletei alapján gondoltak először arra, hogy a variánsok nem mendeli számarányok szerinti megoszlása, több egyirányú faktor kombinációból adódik. NILSON—EHLE-féle egyik kísérletben a pirosas és fehér szemszínű búza keresztezésekor, az F_2 -ben a piros színnek sok fokozata jelent meg és csak egy-két fehérszínű egyed. A fehérszemű példányok, a recesszívek, csak 1/64 arányban jelentek meg az F_2 -ben. NILSSON—EHLE rámutatott arra, hogy ez olyan kombinációs modellnek felel meg, amelyben három faktor tételezhető fel, amelyek mind a piros szín létrehozásában vesz-

nek részt, mindegyik ugyanazon erővel. Ebből az időszakból való PEARSON és DAVENPORT discussiója is (DAVENPORT and DAVENPORT 1910) a mulattok színéről. Most már itt is határozott formában fölmerült a kérdés, konstans intermediár öröklés, vagy több faktor komplikált öröklésmenete? — Amikor LANG (1911) újra kiértékelte CASTLE kísérleteit, határozottan a NILSSON—EHLE-féle felfogás mellett foglalt állást és a kísérletek egyes hiányosságait, mint például várt osztályok elmaradását azzal magyarázta, hogy egy egyszerű matematikai modell alapján a korlátozott kísérleti egyedszám mellett, érthető egyes extrém variánsok elmaradása.

A kvantitatív jelleg öröklés önálló genetikai problémává való fejlődését tehát a MENDEL-szabályok újra felfedezése utáni időszak segítette elő. Ekkor az a remény, hogy az öröklés jelenségeit aránylag egyszerű és mindent átfogó sémába lehet majd kifejezni, arra készítette a kutatókat, hogy a faktoriális magyarázatot minden lehető esetre kiterjesszék és kipróbálják.

II. A föltételezett »polymeria« működési elvei

Az első kvantitatív jellegekre vonatkozó faktoriális elképzelésekkel együtt született meg az első elgondolás a hatásmódjukra is. Az elképzelés az volt, hogy az egyes faktorok hatása egyszerűen összegeződik. EAST (1910), a NILSSON—EHLE-féle kísérletek első áttekintés után azt a tényt találta legérdekesebbnek, hogy több mendeli faktorpár lenne kimutatható ugyanazon jellegre és ezek ugyanazon potenciális erővel rendelkeznének. — MACARTHUR és BUTLER (1938) szerint a kvantitatív jelleg örökléstani irodalom klasszikus adatai főképpen olyan keresztezésekből valók, ahol a szülői fajták vagy fajok nagyságban nem különböztek jobban, mint 2, 3, vagy 4 az 1-hez. A publikált keresztezések legnagyobb részében körülbelül ez az arány jellemzi a szülőket kvantitatív bélyegeikben, akár lineáris méretek, súlyok, felületek stb.-ről van is szó. Itt az a kép alakult ki, hogy ha heterózis vagy dominancia viszonyok nem zavarták az összképet, mind az F_1 - és F_2 generációk átlagértékei, a szülők számtani átlaga körül helyezkednek el és az F_2 variációs görbe szimmetrikus. Amint azt DONALD és SMITH (1939) egy matematikai modellen bemutatták, az egyszerű addíciós hipotézis lényege az, hogy egy újabb és újabb faktor behelyettesítés mindig ugyanolyan mennyiségű fenotípusbeli plusz értéket jelent. Ez az egyszerű addíciós hipotézis tulajdonképpen EAST (1910)-tól származik, de a komplikáltabb esetekre később ezt ő maga sem tartotta kielégítőnek.

Gyakran az a tendencia mutatkozik a kvantitatív jellegek variánsainak F_1 és F_2 -beli megoszlásában, hogy az F_1 és F_2 generációk átlaga a szülők geometriai átlagához áll közel és az F_2 megoszlás pozitívan ferde variációs görbét mutat. Ezek, amint azt MACARTHUR és BUTLER kimutatták legtöbbször olyan esetben következtek be, ahol a szülők vizsgált jellegeiben igen nagy, esetleg 10 vagy 20 az 1-hez különbségek vannak. Az ilyen esetben egy adott faktor behelyettesítésnek sokszorozó hatást tételeznek föl. A fenotipikus érték állandó százalékos megnövekedéséről van szó, bármilyen volt is a kiinduló alap. Egy fölvetett matematikai modellen az is bemutatható, hogy ebben az esetben a variánsok megoszlása pozitívan eltolódott és a zöm elhelyezkedése megfelel a geometriai átlagnak. A geometrikus (vagy sokszorozó, hatványozó) hipotézis első bevezetését már tulajdonképpen EAST (1913) régi kísérletében, továbbá SMITH (1937), SINNOTT (1937), DALE (1929), JULL és QUINN (1931)

későbbi munkáiban megtalálhatjuk, de a két hipotézis egybevetése és kiértékelése a fentebb említett DONALD és SMITH (1939) féle munkában van meg.

LINDSTROM (1935) részleges visszatérést javasolt az eredeti addíciós hipotézishez. Bár ő is azt tapasztalta, hogy az F_2 variánsai ferde megoszlásúak, a jelenséget úgy magyarázta, hogy a faktorok arithmetikus hatásúak, de a kis természetnek van részleges dominanciája. RASMUSSEN (1933) interakciós hipotézise két fogalmat vezetett be: a faktoriális érték jelentené az egyes faktorok egyszerű matematikai összegét a genotípuson, a genotipikus érték jelentené az összes faktor tényleges hatását, ha beleszámítjuk a faktorok közötti köztes hatást. Eszerint feltételezhetjük, hogy ha három faktor A, B, C hatása egyenként 1-gyel egyenlő, akkor AA BB CC genotípus faktoriális értéke egyenlő 6, de a genotipikus értéke lehet csak 4. — Nyilvánvalóan más eloszlási görbét lehet várni, ha tényleges interakciót tételezünk fel a faktorok között, az egyszerű addíció helyett. Itt is a megoszlási görbék erős ferdeségével kell számolni és ezt kísérleti adatok szerint nem dominancia okozza. Végeredményben az interakciós hipotézis azt mondja, hogy mindegyik faktor hatása függ az összes jelenlevő faktortól és egy adott faktor látható hatása annál kisebb, minél nagyobb az ugyanazon irányban ható faktorok száma. Ha A faktor a BC bázison működik, a hatása mindig kisebb, mintha az a B bázison működne egyedül. A faktorok azt lehet mondani, egymás hatásával interferálnak.

A faktoriális hipotézis alapján dolgozó szerzők (DONALD és SMITH) azt mondják, hogy talán semmiféle gén effektus séma nem lesz véglegesen pontosan alkalmazható. Nagyon valószínű, hogy olyan gének, amelyek valami különleges nagyságot határoznak meg, magukban izolálva meglehetősen el fognak térni hatásuk nagyságában és dominancia viszonyaikban, egyáltalán a synergetikai értékükben. De a kvantitatív jellegek esetében monogénikus különbségek izolációja általában annyira nehéz, hogy gyakran csak az lehetséges, hogy meghatározzák az öröklés föltételezett egyszerű sémáját. Számos kísérlet szükséges még ahhoz is, hogy vajon a geometrikus, vagy az arithmetikus gén-hatás hipotézis felel-e meg egy megállapított kísérleti adatsorozatnak. A fentiekhez képest egészen más felfogást képvisel SIRKS (1931), aki a kvantitatív jelleg öröklést nem a polymeria alapján, hanem a multiplél alléliához hasonló elv szerint gondolta megmagyarázni. SIRKS a kvantitatív-jelleg-faktort labilis molekulának tartja, amely megváltozhat atomcsoportok csatlakozásával, vagy elvesztésével. Legyen a faktort jelképező molekula X, ehhez adjuk az atom csoportokat $X + 1$, $X + 2$, $X + 3$, $X + n$, stb. — Az ilyen sémánál is a hasadási arányok olyanok, mint ahogy a függetlenül rekombinálódó polymer faktorokra elképzelhető.

Szülők	F_1	F_1 gameták	F_2 hasadás	F_2 visszakereszt.
$X + 1 \quad X + 0$ $X + 1 \quad X + 0$	$X + 1$ $X + 0$	$X + 1$ és $X + 0$ 1 : 1	3 : 1	1 : 1
$X + 2 \quad X + 0$ $X + 2 \quad X + 0$	$X + 2$ $X + 0$	$X + 2$, $X + 1$, $X + 0$ 1 : 2 : 1	15 : 1	3 : 1
$X + 3 \quad X + 0$ $X + 3 \quad X + 0$	$X + 3$ $X + 0$	$X + 3$, $X + 2$, $X + 1$, $X + 0$ 1 : 3 : 3 : 1	63 : 1	7 : 1

A fenti sémát SIRKS bab kísérleteivel tudta valószínűvé tenni. Bár a kvantitatív jellegek variálásának mendeli alapon való analízise, mint azt az eddigiekből láttuk igen nehéz, a kvalitatív jelző faktorok és kvantitatív különbségek kapcsolatának fölfedezése a faktoriális hipotézis javára értékelhető. PAYNE (1918) az elsők közt volt, aki *Drosophila* kísérletekben kimutatta, hogy „marker” faktorokkal kisebb kvantitatív eltérések kapcsoltak. SAX (1923) nagyság különbségek kapcsolatát a bab színével látta összefüggésben. Ilyen szempontból GREEN (1935) egérkísérletében szintén nagyság és szín-faktor kapcsolatokat tudott kimutatni. Hasonló eredményekre jutott CASTLE, GATES, REED és LAW (1936) az egéren. WRIGHT és CHASE (1936) tengeri malac kísérletek alapján határozottan leszögezi, hogy félig domináns főgének mellett, egyformán additív nagyság faktorokat lehet a szokásos mendeli módszerekkel kimutatni. VEXELSEN (1937) különböző galambfajták keresztezésekor megállapította, hogy egyes esetekben kvantitatív és bizonyos kvalitatív sajátságok közt, amelyek mendeleznek, összefüggés van és ez bizonyíték lenne a kvantitatív jellegek faktoriális természetére. Későbbi vizsgálatok az egéren, amelyet DUNN és CHARLES (1937) adtak közre szintén főfaktor és modifikátor faktor viszonyra konkludáltak. SMITH (1937) vizsgálatai szerint a *Nicotiana Langsdorffii* és *N. Sanderae* keresztezésekor szín-gének kapcsoltak a corolla nagyságot befolyásoló génekkel. A nagyság-géneket itt is kumulatív hatásúnak tekintik.

CASTLE (1941) összefoglaló dolgozatban mutatta ki, hogy bizonyos szín mutációk befolyással vannak a test nagyságra az egér, patkány, és nyúl-nál. A már említett MACARTHUR és BUTLER (1938) összefoglaló dolgozatában, ahol igen nagyszámú keresztezés alapján foglalkoztak a paradicsom gyümölcsnagyság örökléssel, szintén adatokat lehet arra vonatkozólag találni, hogy például alakot, vagy rekeszességet meghatározó mendelező faktorok, milyen kapcsolatban vannak a föltételezett „per se”, igazi nagyság faktorokkal. Nagyság modifikátor faktorok és kvalitatív jelzők korrelációja mellett igazi genetikai értelemben vehető kapcsolódási (linkage) kísérletek is történtek. LINDSTROM paradicsom kísérletei (1924, 1926, 1928) és kukorica kísérlete (1929, 1931), továbbá VEXELSEN árpa kísérletei (1933, 1934) növényi anyagon mutatták be a kapcsolódás lehetőségét. GREEN további egérkísérletekben foglalkozott a kérdéssel (1931), de ezt CASTLE cáfolta (1932), mire GREEN további bizonyítékokkal válaszolt (1932, 1933). Legújabbán CAVALLI (1952) *Drosophila* kísérlet alapján mutatott ki kapcsolódást. Erre a *Drosophila* különösen alkalmas, ahogy azt MATHER (1949) egyik kvantitatív jellegekről írt közleményében részletezte. Az izolálható mendelező faktorok és kvantitatív jelleg faktorok kapcsolatának hipotézise, magával hozta azt a további kérdést, hogy van-e más különbség is a kétféle faktor hatásmódjában, mint csak a nagyságbeli. WRIGHT (1934 in 1952) és EAST (1935) úgy gondolták, hogy csak működésbeli különbségről lehet szó, de MATHER (1944) szerint a főfaktorok „oligogének” az euchromatinban, a kvantitatív faktorok „polygének” a heterochromatinban lennének.

III. Faktorszám számítások

A kvantitatív jellegek öröklődésénél az F_2 generáció variabilitása általában lényegesen nagyobb, mint az F_1 generációé. Ezt a faktoriális hipotézis alapján úgy lehet magyarázni, hogy az F_2 -ben hasadás van. Az F_1 és F_2 generációk variabilitása alapján, a kettő összehasonlításából lehetne tehát a részt-

vevő faktorok számára következtetni. CASTLE (1921a, b) próbálkozott meg először ezzel és az általa megadott képlet a következő:

$$n = \frac{D^2}{8(\sigma_2^2 - \sigma_1^2)}$$

ahol, n a keresett factorszám, D a szülői jellegek átlagainak különbsége, (σ_1 és σ_2) az F_1 és F_2 generációk standard deviációja. Egészen hasonló formulát szerkesztett SEREBROVSKY (1928) is. Ezek a képletek nem arattak különösebb sikert. SHULL (1921), majd TEDIN (1925) vizsgálták meg kritikailag CASTLE formuláját, később PHILIPTSCHENKO (1929) saját kísérletei alapján a formulát teljesen használhatatlannak ítélte.

RASMUSSEN (1933) az interakciós hipotézissel kapcsolatban szintén fölvetette a factorszám kérdést. Szerinte is a legtöbb próbálkozás sikertelen maradt. Megközelítően pontos megállapítás olyan esetekben lehetséges, ahol 4–5 allél párnál nincs több. Ez a helyzet arra vezette a genetikusokat, hogy a növényeknél például a kvantitatív jellegre 2–20 faktornál ne tételezzenek fel többet. RASMUSSEN szerint azonban a növénytermelői munka tapasztalata sokkal magasabb számokat mutat. A svéd genetikusok 100–200 gént gondolnak nem túl közeli rokon keresztezések esetén a kvantitatív jellegek meghatározásában?!

IV. Ellenvetések a kvantitatív jelleg öröklés faktoriális hipotézisével szemben

A kvantitatív jelleg öröklés faktoriális felfogása azonban több tekintetben nem volt kielégítő és hamar kritikát vont maga után. A kvantitatív jelleg faktoriális magyarázatának ugyanis egészen elterjedt módszere az, hogy a tényleges kísérleti adatokat, különböző matematikai modellekkel hasonlítják össze, melyeket a sakktábla módszer alapján vagy más elképzelések szerint állítanak össze egyszerű addíciót, addíciót dominanciával, episztázist, geometrikus effektust, vagy interakciót tételezve föl. A kísérleti adatok és a feltételezett modellek közül a legjobban megegyezőt tekintik arra az esetre érvényesnek. (Pl.: ANDERSON és KEMP THORNE 1954.)

Ha az eredeti NILSSON—EHLE-féle kísérleteket tekintjük is, kiderül, hogy a kvantitatív jellegek faktoriális hipotézise, kiindulásakor sem volt teljesen biztos alapra építve. BERNSTEIN és FAUST (1922) statisztikai analízisnek vetette alá NILSSON—EHLE és SHULL eredeti adatait, LEXIS-tétele alapján. Azt találta, hogy négy kísérlet közül, kettő volt csak kielégítő egyezésben a feltételezett hasadási modellel. Volt kísérlet, ahol egy várható osztály meg sem jelent, volt ahol az állítólagos recesszív osztály tovább is kevert öröklésű utódokat adott.

A kvalitatív mendelező faktorok és a nagyság viszonyok összefüggése, fejlődésélettani alapon is magyarázható. MACARTHUR (1934, 1935) megfigyelte, hogy legalább két kvalitatív faktor, a sokrekeszű gyümölcs és a lutenscens levélzet, fiziológiai kapcsolatot mutat a nagysággal. Háttha más esetekben is, ahol az összefüggés még nincs úgy kiderítve, mint az említett esetben, szintén a megoldás fejlődésélettani alapon lehetséges, nagyságot befolyásoló faktorok föltételezése nélkül.

RASMUSSEN (1933) mutatott rá arra, hogy a beltenyésztéses leromlás jelenségei nem egyeztethetőek össze a poliméria elvvel. Annak ellenére, hogy

CASTLE körülbelül harminc éven át foglalkozott a kisemlősök mennyiségi jelleg öröklésével, közben a faktoriális hipotézissel is dolgozott, végül is (1933a, 1933b) újra a „blending inheritance” mellett maradt. Saját kísérletei újraértékelése után azt írta, hogy bár a kromoszómák kétségtelenül a mendelező jellegek átvitelében szerepet játszanak, alternatív reakciókat idéznek elő, mégis a szervezet általános jellegei másképpen öröklődnek. A konstans intermediár öröklést mutató jellegek szerinte a cytoplazma függvényei. Az ilyen kevert jellegek magyarázata faktorok feltételezésével nem vihető keresztül.

WRIEDT (1931), aki szintén kis-haszonállatok genetikájával foglalkozott, a kvantitatív jellegek analízisére a visszakeresztezést tartja célravezetőnek és „számolóművészetnek” nevezi a különböző szerzők számításait.

TJEBBES (1931) a polimériáról írt összefoglaló tanulmányában szintén joggal mondhatta, hogy a legtöbb esetben még a modellekkel való egyezés alapján sem lehet bizonyítottnak tekinteni a sokfaktoros föltevést.

Újabban KUSNER (1952) „A gazdasági állatok kiválogatása morganista elméletének tarthatatlansága” című összefoglaló munkájában az állatok mennyiségi jellegeinek elemzéséből indult ki és a micsurini biológia alapján elvetette a faktoriális hipotézist.

A kvantitatív jellegek faktoriális hipotézisének nehézségei szelekciós kísérletekben domborodtak ki még igen élesen, különösen olyan esetekben, amikor a szelekciót bizonyos környezeti változtatással kapcsolták egybe. WOOLF (1952) „A környezeti hatások a kvantitatív öröklésben” című cikkében élesen rámutatott a nehézségekre. „Valahányszor gyakorlati esetekre alkalmazzuk a kvantitatív átöröklésre vonatkozó teóriákat, majdnem minden esetben kudarcot vallunk. A növényi és állattenyésztésben a haladás megjósolt üteme durván optimistának bizonyul, míg az ember degenerálódásáról szóló ködös jóslatokat az állhatatos javulás csökönyös bizonyítékai cáfolják meg.”

Az elméleti genetikának a kvantitatív jellegek kérdésében elért eredményeire különös fényt vet az egyébként génelmélet alapján álló LUSH megjegyzése (1949). „A legtöbb kvantitatív jelleget sok génpár befolyásolja és ugyanolyan fontosak a környezeti viszonyok. Ritkán lehetséges meghatározni a részvevő géneket mendeli úton, vagy térképezni a kromoszómán a helyzetét egynek is. Szerencsére az, hogy a géneket egyénileg képtelenek vagyunk meghatározni és leírni egyáltalán nem hátrány a gazdasági növények vagy állatok tenyésztője számára. Amit ő tényleg tenne, ha ismerné a kvantitatív jelleg létrehozásában szereplő összes gént részleteiben az adott populációban, alig különbözik attól, amit ő tenni fog, ha csupán azt tudja mennyire öröklődő és vajon az öröklődő változatosság mennyiben függ a dominanciától, heterózistól vagy episztázistól.”

V. A variálás örökletes és nem örökletes részének elválasztása a kvantitatív jellegek esetén

A variálás örökletes és környezeti részének a meghatározása gyakorlati szükséglet. Ebben a pontban már jól egyezhet a faktoriális hipotézis alapján dolgozó kutatók törekvése a tenyésztőkével. Az irodalmi adatok azt mutatják, hogy az örökletesség fokának kimérése mind a mai napig egyik legjellemzőbb törekvése a kvantitatív jellegekkel dolgozó kutatóknak. A környezeti és genetikai tényezők pontos elkülönítésére tulajdonképpen JOHANNSEN

(1909) tette meg az első lépést azzal, hogy a bab „tisztá vonalaiban”, tartós szelekció után már nem talált további változást, így meg tudta különböztetni ugyanazon jelleg genetikai és nem genetikai variálását. A szelekció végén is még fennmaradó változatosság, tisztán környezeti. A variálás örökletes és nem örökletes részének kimérése statisztikai eljárások alapján történik. Ennek az irányzatnak a kifejlődése lépésről lépésre történt, amelyről DEMPSTER és LERNER (1950) tanulmányának bevezetője nyújt tájékoztatást.

Itt arról értesülünk, hogy még 1909–1910-ben WEINBERG ajánlott egy statisztikai metódust a variabilitás környezeti és genetikai komponenseinek megkülönböztetésére. Későbbben ez feledésbe ment, de WRIGHT (1917) és FISHER (1918) egymástól függetlenül újra kidolgozták a totális fenotipikus variálás genetikai és nem genetikai részének szétválasztását, vagy úgy is lehet mondani, az örökletesség fokának kimérését. A WRIGHT-féle munka, tengeri malac beltenyésztett vonalai alapján, lényegileg a JOHANNSEN-féle experimentális módszer. A továbbiakban WRIGHT (1918, 1921, 1934) olyan statisztikai módszert is kidolgozott, amely lehetővé teszi a variálás elemzését a fenti szempontból, nagy populációkban. Ezt a „path coefficientek” módszere néven ismeri az irodalom.

Fontos FISHER, IMMER és TEDIN (1932) munkája ezen a téren. SMITH (1936) FISHER munkáját fejlesztette tovább, míg HAZEL (1943) WRIGHT munkáját bővítette a covariance, többváltozós módszerrel. A totális F_2 -beli variálás genetikai részének kimérésére PANSE (1940) gypot kísérletek alapján a regressziós coefficientet használja fel. MATHER két könyve (1949a, b) is foglalkozik ezzel a kérdéssel. LERNER (1950) új könyvében is vannak képletek az örökletesség fokának felmérésére. WARNER (1952) hat kukorica populációban tizenegy jelleget feldolgozva ajánl egy képletet a variabilitás örökletes részének megítélésére. Ha LUSH (1949) munkájába beletekintünk, értjük meg jobban, hogy az örökletesség fokának fölmérése, már közelebb áll a gyakorlat-hoz és szilárdabb talaj felé tereli a vizsgálatokat. LUSH szerint, amikor hatá-sos tenyésztetvert készítünk, fontos tudni, hogy vajon az örökletesség magas, vagy alacsony. Ha magas fokú az örökletesség, akkor tömegtenyésztéssel, széles alapú szelekciós munkával lehet dolgozni. Ahol az örökletesség alacsonyabb, ott inkább a jó pedigréjú testvérekre, vagy utódokra kell a súlyt helyezni. Ezek visszaállíthatják a tömegszelekciós bázist. Ha viszont egy változatnál az öröklés és környezet közti egymásrahatás nagy, írja LUSH, az ideális tenyésztetvert afelé hajlik, hogy egy-egy szeparált változatot hozzunk létre minden ökológiai csoport számára, amely elég nagy ahhoz, hogy a kiadásokat behozza. LUSH munkája jó áttekintés egyúttal az örökletesség fokának megállapítására szolgáló módszerekről is, amelyeket az előbbieken kialakulásuk sorrendjében megemlítettünk.

LUSH a beltenyésztett („isogén”) vonalak módszerét említi (WRIGHT módszere), továbbá a regressziót, szelekciót, szülő és utód korrelációt.

A variálás örökletes és környezeti részének elválasztása nem idegen a micsurini biológiától sem. Azonban amikor LYSENKO (1948) „örökletes alapról” beszél, ez az élőlény és környezete egységének nem idealisztikus elkülönítése, hanem örökletes alapon, a micsurini biológiában, működés és forma megtartó erőt értenek, amely történeti fejlődés útján alakult ki és a környezettel állandó kölcsönhatásban van. Ennek ismeretében tehát azok a módszerek, amelyek a tenyésztő számára ebben a pillanatnyi viszonyban felvilágosítást nyújtanak, hasznosak és így értékelve ezeket, nem félrevezetők.

VI. A kvantitatív jellegek és a szelekció

A szelekciós kísérletek szolgáltatják a leghatásosabb módszert a kvantitatív jelleg öröklés tanulmányozásában (ROBERTSON 1952). Talán azt is lehet mondani, hogy az igazi kísérleti munka (ha a kísérletet általunk mozgásba hozott rendszer tanulmányozásának tekintjük) a kvantitatív jellegek esetében a szelekcióval kezdődik, továbbá a szelekció és környezeti hatások egy-zerre történő alkalmazásával folytatódik.

CASTLE volt az első (CASTLE és PHILLIPS 1914, CASTLE 1916.), aki a „csuklyás”-patkánnyal való kísérletekben kimutatta, hogy a kiinduló törzs extrém variánsait messze túl lehet haladni. Azt is kimutatta később, hogy nem a „hooded” jelleg maga, hanem valami független modifikátor hatás változott (CASTLE 1951). A *Drosophila*-val is számos szelekciós kísérletet hajtottak végre. Ez a közismert gyors szaporodása mellett, azért is rendkívül alkalmas, mert a serték változó számát jól föl lehet használni a diszkontinuus mennyiségi variálás modelljének. Ilyen *Drosophila* kísérleteket többen hajtottak végre: MACDOWELL 1915, STURTEVANT 1917, MACDOWELL 1917, PAYNE 1918a, b, 1920, MACDOWELL 1920, SEREBROVSKY 1935, KARP 1936, PANINA 1938, NEEL 1940, MATHER 1941, HEÜTS 1949, RASMUSSEN 1949.

Érdekes megvilágításba helyezi a beltenyésztés és a szelekció kapcsolatát RASMUSSEN (1949) kísérlete. Szelektálatlan vad *Drosophila* tömegtenyésztéssel tíz beltenyésztett vonalat indított el testvérpárosításokkal. A beltenyésztett vonalak a serteszárm tekintetében hamarosan különálló sajátos vonalakká alakultak. Az eredeti törzshöz viszonyítva a legmagasabb 13%-os növekedést, a legalacsonyabb 17%-os csökkenést mutatott, a többi vonal véletlenszerűen a kettő között állandósult. Egy külön szelekciós kísérlet a kiinduló törzsből azonban megmutatta, hogy az eredeti törzshöz viszonyítva 75%-os emelkedést és 30%-os redukción is el lehet érni, ha szelektálunk. Ez arra mutat, hogy a kiinduló törzs „potenciális variabilitását” a beltenyésztés nem mutatta meg, csak a szelekció. Sőt, hogy a beltenyésztés még le is rontja a potenciális variabilitást, azt úgy lehetett kimutatni, hogy az egyik beltenyésztett vonalból az F 5, 10, 15, 20 generációkból egy plusz és egy mínusz irányú szelekciós mellékvonalat különítették el és abból kiderült, hogy a 20. beltenyésztett generációból vett mellékvonalakban a szelekció hatás nélkül maradt. A potenciális variabilitás szemmel láthatólag teljesen fölhasználódott.

Egy másik *Drosophila* kísérlet (HEÜTS 1949) kimutatta, hogy egy adott irányú mesterséges szelekció mennyire hatásos lesz, ha egy időben a környezet is változik. A szerző szerint akkor áll ez elő, ha egyúttal a környezeti változás követi a mesterségesen kisselektált típus szükségletét. Itt is serteszámról van szó és a kísérlet lényege az, hogy magas hőfokon tartva, csak magas serteszámmal lehetett elérni, alacsony vonalat nem. Vannak adatok arra vonatkozólag is, hogy hibridizáció után a szelekció sikeresebb, mint a különálló törzsekben, ha a környezet állandó is marad. Ha még a környezeti hatás is belekapcsolódik (HEÜTS) nagyon gyors változást lehet kapni. Ezt a lehetőséget a micurini biológia és agrobiológiai gyakorlat már gazdasági növényeken és állatokon széles körben alkalmazza és ki tudta használni. A fellazított hibridek szelekciója és környezeti tényezők alkalmazásával történő irányított továbbtenyésztése már gyakorlatban is megvalósította azokat a lehetőségeket, amit egyszerű modell kísérletekben lehet látni. Nagy gyakorlati értékű, ha gazdasági állatokon és növényeken megállapítják, milyen kör-

nyezeti viszonyok vannak hatással a szelekcióval kapott változások mennyiségére és minőségére.

FALCONER és LATYSZEWSKI (1952) egyenesen abból a célból állítottak be egy egér kísérletet, hogy kísérleti — jobban ellenőrizhető — viszonyok között megvizsgálják az állattenyésztésben bevezetett két tételt, azaz: először a leggyorsabb előrehaladást akkor lehet elérni, ha a környezet előnyös a szelektált jelleg expresszivitására, másodszor, ha egy szelekcióval jó környezeti viszonyok között megjavítanak egy populációt, az tartani fogja a felsőbbbségét, ha utána rosszabb környezeti viszonyok közé kerül is (HAMMOND 1947). A kísérletet úgy hajtották végre, hogy egereket szelektáltak magas és alacsony táplálkozási szinten testsúlyra. Aztán cserélték a vonalakat. Az eredmények igazolták azt, hogy a szelekcióra gyorsabb volt a válasz teljes táplálás, mint megszorított diéta esetén. Ami a másik kérdést illeti: az a vonal amit szelekcióval javítunk, jó környezetben, nem mutat semmi javulást, ha folytatólag átvisszük rossz környezetbe, ellenben az a vonal, amit kezdetben rossz környezetben szelektáltunk, jobb környezetbe téve sokkal jobbnak mutatkozik a kontrol törzsnél és majdnem eléri a már kezdetben is jó viszonyok közt szelektált vonalat. Így tulajdonképpen, ahogy a szerzők megjegyzik, az „all round” javulás a kezdetben rossz környezetben szelektált vonalban van, mert hiszen állandóan a rossz környezetben is van már bizonyos testsúly gyarapodás válaszképpen a szelekcióra.

A kvantitatív jellegek szelekciója irodalmából itt felhozott példák már alkalmasak arra, hogy elméleti genetika és a gyakorlati tenyésztés és termelés további kapcsolatára rámutassanak. Az örökletesség fokának megállapítása már egy ilyen lépés volt. Ezek az esetek pedig bemutatják mintegy az elemeire bontva, analizálva, azt a munkát, amit a gyakorlat egyszerre együttesen, mintegy komplex módon alkalmaz. Önmagában az örökletesség fokának ismerete nem elég. A beltenyésztés elmélete külön nem segít, a beltenyésztés és szelekció, a szelekció és környezeti változások is részletek. Ezek a részletek azonban összességükben hatékonyak. Érdeemes ebből a szempontból visszatéríteni az 1948-ban lezajlott moszkvai genetikai vitára (Die Lage in der biologischen Wissenschaft) TSCHERKMEJEW felszólalásából kitérünk, hogy ahol eredményt értek el, mint pl. a Sztálin-díjas *K. D. Filjanski* a kaukázusi Rambouillet juh feljavításával, együtt alkalmaztak olyan elveket, amit az előbbiekben részleteiben láttunk. A magas öröklöttségű Rambouillet fajtából, a legjobb helyi fajtát emelték ki, tehát már az előbbiekben említett két elvet alkalmazták, továbbá legjobb táplálás és kezelés mellett plusz-irányú szelekciót is alkalmaztak. Amikor pedig felhagytak azzal, hogy „génkomissziót” létesítenek a rasszok vezető egyedeiből (GREBEN felszólalásában) tulajdonképpen a potenciális variabilitás beszűkülését kerültk ki, széles tömegszelekciós bázison állva. Ilyen példákat nagyon sokat össze lehetne még állítani az agrobiológiai irodalomból.

VII. A kvantitatív jellegek és fejlődésfiziológia

Az eddigi irodalmi felsorolás mind olyan munkát tárgyalt, amely a mennyiségi jellegeket végső kifejlődésükben, mint kész adottságokat vizsgálta. Egy felnőtt szervezet jellegei természetesen mindig fejlődési folyamat eredményei és a mennyiségi jellegek elemzése csak akkor lehet teljes, ha a fejlődési rendszer egészének természetét derítjük fel. WADDINGTON (1952) sze-

rint a fejlődés legfontosabb ténye az, amit „canalizációnak”, magyarul összerendezésnek, összehangolásnak, egybeterelésnek lehet nevezni. Ez a szervezetnek az a képessége, hogy egy határozott végeredmény jön létre, az egész szervezet, vagy szerv fejlődésekor, annak ellenére, hogy mind a fejlődés legelején, mind a folyamat lefolyása közben variabilitás van. Zavaró tendenciákat kiküszöbölő egyensúly alakul ki és ez a kvantitatív jellegek kifejlődését is érinti. A legtöbb állat részére van egy normális méret, amelyhez a felnőtt egyed közel áll, bár a növekedés alatt számos lassítást és gátlást szenvedett, amilyen az ellésszám, etetés szintje stb. A környezeti befolyásokkal szembeni kiegyensúlyozás különösképpen jellemeztes a vad típusokra és gyakran igen csekély a mutáns jellegekkel terhelt egyedekben. Számos példa van arra, hogy az „összehangolás-fokát” szelekcióval befolyásolni lehet. A szelekció olyan típust tud kiépíteni, amely számottevő mértékben kiegyensúlyozza a genetikai és környezeti tényezőket. Hasonló szelekció útján alakult ki a vad típus, kvantitatív jellegeiben is, múltbeli fejlődése során. Hogy a korai embryogenezis tanulmányozása mennyire eredményes a kvantitatív jelleg öröklés esetében, növényeken is, arra egyik legjobb példa MACARTHUR és BUTLER (1938) munkája a paradicsom-gyümölcs súly-örökléséről. BUTLER a munka során tanulmányozta a gyümölcsnagyság és a hisztológiai viszonyok összefüggését. Meg lehetett állapítani, hogy már a virágzást megelőző időben az ovárium nagyságbeli különbségeket mutat. A nagy gyümölcsű fajták már abban az időszakban nagyobb sejtszámmal tűnnek ki. A virágzást követő periódus főleg sejtkiterjedéssel, duzzadással jellemezhető. Ebben az időszakban a sejtosztódás kisebb tényező, mely csak az epidermist tartja fönn. Ez a két alapvető folyamat, együttesen vesz részt a végleges gyümölcsnagyság kialakításában és mivel valószínűleg geometrikus természetűek, a végleges fenotípusok, az érett gyümölcsnagyságok megoszlása is geometrikus lesz, mint azt tényleg látni lehetett. Genetikai szemszögből a mitózisok sebességének kontrolljáról lehet szó.

Egészen hasonló zoológiai példákat is ismerünk. A nagy nyúl fajtákra jellemző, a kistermetűekkel szemben, hogy az egészen korai stádiumokban gyorsabb sejtosztódás és nagyobb térfogatnövekedés van a nagy fajták embrióiban, mint a kisfajtákéban (CASTLE és GREGORY 1929). A fejlődésbeli különbségek mellett a nyulakon azt is ki lehetett mutatni, hogy a nagy és a kis rasszok közötti eltérésnek biokémiai alapja is van, amennyiben a testnagyságot előidéző tényezők közül három állandó összefüggésben van: 1. a felnőtt állatok jellemző rasszmérete, 2. a pete barázdálódási tempója, 3. az újszülöttek glutathion tartalma (HAMMETT 1930, CASTLE és GREGORY 1931, GREGORY és GOSS 1935, GREGORY, ASMUNDSON és GOSS 1936, PATRUSEV 1937). A baromfiaknál azonban a glutathion tartalommal való összefüggést nem lehetett megállapítani (BYERLY 1930). A reciprok hibridek eltérései emlősök esetében szintén kvantitatív bélyegeiken mérhetők le legkönnyebben. Míg a növényi reciprok hibridek eltérései az úgynevezett plazmatikus öröklés problémakörébe sorolhatók, amennyiben a jelleg sejttétlanilag a plasztiszok működésével kapcsolatos, addig az állatoknál célszerűbb csak „anyai hatás” kifejezéssel körülírni a jelenséget. Ilyen anyai hatás, a közismert öszvér példától eltekintve, több más emlősen is kimutatható. Erősebb anyai hatásra távolabbi keresztezések esetén lehet számítani, valószínűleg azért, mert az anyai szervezet, mint első környezeti tényező az anyagcserén át hat (FÁBIÁN 1954). Az emlősökön korábban „cytoplazmatikus” öröklés alapján leírt jelenségek, amelyek

háttérreben is faktoriális elképzelések állnak, még további revízióra szorulnak. Ez szintén csak fejlődésélettani alapon lehetséges, a mennyiségi jellegekben való eltérések alapján.

Összefoglalás

1. Az úgynevezett „kvantitatív-jelleg-öröklés” általában a mennyiségi (kontinuus és diszkontinuus) variálás körébe tartozó jellegek öröklésmenetével foglalkozik.

2. Az a próbálkozás, hogy a kvantitatív-jelleg-öröklést a kvalitatív, mendelező bélyegekhez hasonlóan faktoriális hipotézis alapján magyarázzák matematikai modellekkel való egyeztetések alapján sem oldható meg kielégítően.

3. A régebbi faktorszám számítások semmiféle eredményre nem vezettek, gyakorlatilag az örökölhetőség fokának megállapítása a lényeges.

4. A kvantitatív jellegeikben eltérő egyedek szelekciója azonos, vagy eltérő környezeti körülmények között, továbbá hibridizáció utáni szelekció azonos, vagy eltérő környezeti körülmények között, mind elméleti mind gyakorlati szempontból célravezető eljárás.

5. A kvantitatív jellegek öröklésmenetének problémáit is fejlődés-fiziológiai vizsgálatok alapján lehet továbbépíteni és megoldani.

IRODALOM

I. rész

BARTELS, K. (1940): Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Eigenschaften Die Stengellängen und Blütezeit des Leins. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **78**, 14—58.

CASTLE, W. E. (In collaboration with: H. E. WALTER, R. C. MULLENIX and S. COBB (1909): Studies of inheritance in rabbits. — *Contrib. Zool. Laborat. Museum. Comp. Harvard Coll.* **199.**, *Carnegie Institution of Washington* **114**. Publ., *Papers Station Exp. Evolution* **13**.

CORRENS, C. (1901): Bastarde zwischen Maisrassen. — E. Nägele, *Stuttgart*.

DAVENPORT, G. C. and CH. B. DAVENPORT (1910): Heredity of skin pigment in man. — *Amer. Naturalist*, **44**, 1.

EAST, E. M. (1913): Inheritance of flower size in crosses between species of *Nicotiana*. — *Bot. Gaz.* **55**, 177—188.

GALTON, F. (1889): Natural inheritance. — MacMillan, *London*.

LANG, A. (1911): Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der Intermediären Vererbung und Bildung Konstanter Bastard-rassen. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **4**, 1—23.

NAUDIN, C. (1863): Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. *Ann. Sci. Nat. Bot. 4me Sér.* **19**, 180—203.

NILSSON-EHLE, H. (1909): Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. — *Lunds Univ. Arskrift N. S. Sec. 2*, **5**, 1—122.

SEREBROVSKY, A. S. (1928): An analysis of the inheritance of quantitative transgressive characters. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **48**, 229—243.

SZABÓ Z. (1938): Az átöröklés. — TTT. *Budapest*.

TIMIRJAZEV, K. A. (1943): The historical method in biology. — *Moscow*.

WRIGHT, S. (1934): The results of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. — *Genetics*, **19**, 537—551.

II. rész

CASTLE, W. E. (1932): Green's studies of linkage in size inheritance. — *Amer. Naturalist*, **66**, 82—87.

CASTLE, W. E., W. H. GATES and S. C. REED (1936): Studies of a size cross in mice. — *Genetics*, **21**, 66—78.

- CASTLE, W. E., W. H. GATES, S. C. REED and L. W. LAW (1936): Studies of a size cross in mice. II. — *Genetics*, **21**, 310—323.
- CASTLE, W. E. (1941): Influence of certain color mutations on body size in mice, rats and rabbits. — *Genetics*, **26**, 177—191.
- CAVALLI, L. L. (1952): An analysis of linkage in quantitative inheritance. — *Quantitative Inheritance*, London, 135—144.
- DALE, E. E. (1928): Inheritance of fruit length in Capsicum. — *Mich. Acad. Sci. Arts and Letters*, **9**, 89—110.
- DONALD, CH. R. and H. H. SMITH (1939): Distinguishing between two types of gene action in quantitative inheritance. — *Genetics*, **24**, 34—48.
- DUNN, L. C. and D. R. CHARLES (1937): Studies on spotting patterns. I. Analysis of quantitative variations in the pied spotting of the house mouse. II. Genetic analysis of variegated spotting in the house mouse. — *Genetics*, **22**, 14—42, 43—64.
- EAST, E. M. (1910): A Mendelian interpretation of variation that is apparently continuous. — *Amer. Naturalist*, **44**, 65—82.
- EAST, E. M. (1913): Inheritance of flower size in crosses between species of Nicotiana. — *Bot. Gaz.* **55**, 177—188.
- EAST, E. (1935): Genetic reaction in Nicotiana. III. Dominance. — *Genetics*, **20**, 443—451.
- GREEN, C. V. (1931): Linkage in size inheritance. — *Amer. Naturalist*, **65**, 502—511.
- GREEN, C. V. (1932): Genetic linkage in size inheritance—a reply. — *Amer. Naturalist*, **66**, 87—91.
- GREEN, C. V. (1933): Further evidence of linkage in size inheritance. — *Amer. Naturalist*, **67**, 377—380.
- GREEN, C. V. (1935): The association between color and size in mice. — *Amer. Naturalist*, **69**, 635—638.
- JULL, M. A. and J. P. QUINN (1931): The inheritance of body weight in the domestic fowl. — *J. Hered.* **22**, 283—294.
- LINDSTROM, E. W. (1924): A genetic linkage between size and color factors in the tomato. — *Science*, **60**, 182—183.
- LINDSTROM, E. W. (1926): Hereditary correlation of size and color in tomatoes. — *Iowa Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* **93**, 99—128.
- LINDSTROM, E. W. (1928): Linkage of size, shape and color genes in Lycopersicum. — *Verh. 5 th. Intern. Kong. Vererb. Berlin*, **2**, 1031—1057.
- LINDSTROM, E. W. (1929): Linkage of qualitative and quantitative genes in Maize. — *Amer. Naturalist*, **63**, 317—327.
- LINDSTROM, E. W. (1931): Genetic tests for linkage between row number genes and certain qualitative genes in maize. — *Iowa Agric. Exp. Sta. Res. Bull.* **142**, 250—258.
- LINDSTROM, E. W. (1935): Segregation of quantitative genes in tetraploid tomato hybrids as evidence for dominance relations of size characters. — *Genetics*, **20**, 1—11.
- MACARTHUR, J. W. and L. BUTLER (1938): Size inheritance and geometric growth processes in the tomato fruit. — *Genetics*, **23**, 253—268.
- MATHER, K. (1944): The genetical activity of heterochromatin. — *Proc. Roy. Soc. B*, **132**, 308—332.
- MATHER, K. (1949): The genetical theory of continuous variation. — *Proc. VIII Int. Cong. Gen. Hereditas suppl.* 376—401.
- PAYNE, F. (1918): An experiment to test the nature of the variations on which selection acts. — *Indiana Univ. Studies*, **5**, 1—45.
- RASMUSSEN, J. (1933): A contribution to the theory of quantitative character inheritance. — *Hereditas*, **18**, 245—261.
- SAX, K. (1923): The association of size differences with seed coat pattern and pigmentation in Phaseolus vulgaris. — *Genetics*, **8**, 552—560.
- SMITH, H. H. (1937): Inheritance of corolla color in the cross Nicotiana Langsdorffii by N. Sanderae. — *Genetics*, **22**, 361—375.
- SINNOTT, E. W. (1937): The relation of the gene to character in quantitative inheritance. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **23**, 224—227.
- SIRKS, M. J. (1931): Quantitative erfelijkheid. — *Handel. nederl. Nat. Geneesk. Congr. Delft.*, 155—156.
- VEXELSEN, H. (1933): Linkage of a quantitative and a qualitative character in barley. — *Hereditas*, **17**, 323—341.

- VEXELSEN, H. (1934): Quantitative inheritance and linkage in barley. — *Hereditas*, **18**, 307—348.
- VEXELSEN, H. (1937): Size inheritance in pigeons. — *J. exper. Zool.* **76**, 161—186.
- WRIGTH, S. and H. CHASE (1936): On the genetics of the spotted pattern of the guinea pig. — *Genetics*, **21**, 758—787.
- WRIGHT, S. (1952): The genetics of quantitative variability. — *Quantitative Inheritance*, London, 5—41.

III. rész

- CASTLE, W. E. (1921 a.): On a method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. — *Science*, **54**, 93.
- CASTLE, W. E. (1921 b.): An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. — *Science*, **54**, 223.
- PHILIPTSCHENKO, J. (1929): Zur Frage nach der Berechnung der Faktorenzahl bei Vererbung quantitativer Merkmale. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **51**, 245—248.
- SEREBROVSKY, A. S. (1928): An analysis of the inheritance of quantitative transgressive characters. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **48**, 229—243.
- SHULL, G. H. (1921): Estimating the number of genetic factors concerned in blending inheritance. — *Amer. Naturalist*, **55**, 556—564.
- TEDIN, O. (1925): Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. — *Hereditas*, **6**, 45.

IV. rész

- ANDERSON, V. L. and O. KEMPTHORNE (1954): A model for the study of quantitative inheritance. — *Genetics*, **39**, 883—898.
- BERNSTEIN, F. and A. FAUST (1922): Die Theorie der gleichsinnigen Faktoren in der Mendelschen Erblchkeitslehre vom Standpunkt der mathematischen Statistik. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **28**, 295—323.
- CASTLE, W. E. (1933 a): The incompleteness of our knowledge of heredity in mammals. — *J. Mammology*, **14**, 183—188.
- CASTLE, W. E. (1933 b): The gene theory in relation to blending inheritance. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, **19**, 1011—1015.
- KUSNER, H. F. (1952): A gazdasági állatok kiválogatása morganista „elméletének” tarthatatlansága. I. Az állatok mennyiségi tulajdonságainak és genetikai struktúrájának öröklődésére vonatkozó formális genetikai felfogás elemzése. in: Harchban a reakciós mendelizmus morganizmus ellen. Cikkgyűjtemény. Szerk.: MITYIN, M. B., N. I. NUZSGYIN, A. I. OPARIN, N. M. SZISZAKJAN, V. N. SZTOLJETOV, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- LUSH, L. J. (1949): Heritability of quantitative characters in farm animals. — *Proc. VIII. Int. Congr. Gen. Hereditas suppl.*, 356—375.
- MACARTHUR, J. W. (1934): Fruit size effects of qualitative genes in the tomato. — *Amer. Naturalist*, **68**, 73—74.
- MACARTHUR, J. W. (1935): Relations of size and qualitative characters. (Abstract.) — *Proc. Roy. Soc. Canada*, **1936**, 117—118.
- TJEBBES, K. (1931): Polymerism. — *Bibl. Genet.* **8**, 227—268.
- WOOLF, B. (1952): Environmental effects in quantitative inheritance. — *Quantitative Inheritance* London, 81—102.
- WRIEDT, CHR. (1931): Die Vererbung quantitativer Eigenschaften bei Wirbeltieren. — *Z. ind. Abst. Vererbl.* **57**, 211—225.

V. rész

- DEMPSTER, E. R. and M. LERNER (1950): Heritability of threshold characters — *Genetics*, **35**, 212—236.
- FISHER, R. A. (1918): The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. — *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, **52**, 399—433.
- FISHER, R. A., F. R. IMMER and O. TEDIN (1932): The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. — *Genetics*, **17**, 107—124.

- HAZEL, L. N. (1943): The genetic basis for constructing selection indexes — *Genetics*, **28**, 476—490.
- JOHANNSEN, W. (1909): Elementen der exakten Erblchkeitslehre. — Fischer, Jena.
- LERNER, M. (1950): Population genetics and animal improvement. — *Univ. Press. Cambridge*.
- LUSH, J. L. (1949): Heritability of quantitative characters in farm animals. — *Proc. VIII. Int. Congr. Gen. Hereditas suppl.* p. 356—375.
- LYSENKO, T. D. (1948): Über die Lage in der biologischen Wissenschaft. in: Die Lage in der biologischen Wissenschaft, *Moskau*, 9—59.
- MATHER, K. (1949): Biometrical genetics. The study of continuous variation. — Dover Publications Inc. *New York*.
- MATHER, K. (1949): Biometrical genetics. — Methuen *London*.
- PANSE, V. G. (1940): The application of genetics to plant breeding. II. The inheritance of quantitative characters and plant breeding. — *J. Genet.* **40**, 283—302.
- SMITH, H. F. (1936): A discriminant function for plant selection. — *Ann. Eugenics*, **7**, 240—250.
- WARNER, N. J. (1952): A method for estimating heritability. — *Agronomy J.* **44**, 427—430.
- WEINBERG, W. (1909): Über Vererbungsgesetze beim Menschen. — *Z. ind. Abst. Vererb.* **1**, 377—392, 440—460; **2**, 276—330.
- WEINBERG, W. (1910): Weitere Beiträge zur Theorie der Vererbung. — *Arch. Rass. und Ges. Biol.* **7**, 35—49., 169—173.
- WRIGHT, S. (1917): The average correlation within subgroups of a population. — *J. Wash. Acad. Sci.* **7**, 352—535.
- WRIGHT, S. (1918): On the nature of size factors. — *Genetics*, **3**, 367—374.
- WRIGHT, S. (1921): Correlation and causation. — *J. agric. Res.* **20**, 557—585.
- WRIGHT, S. (1934): The method of path coefficients. — *Ann. Math. Statist.* **5**, 161—215.

VI. rész

- CASTLE, W. E. and J. C. PHILLIPS (1914): Piebald rats and selection. — *Carnegie Inst. Washington Publ.* **195**, 1—56.
- CASTLE, W. E. (1916): Further studies on piebald rats and selection. — *Carnegie Inst. Washington Publ.* **241**, 163—187.
- CASTLE, W. E. (1951): Variation in the hooded pattern of rats, and a new allele of hooded. — *Genetics*, **36**, 254—266.
- FALCONER, D. S. and M. LATYSZEWSKI (1952): Selection for size in mice on high and low planes of nutrition. — *Quantitative Inheritance London*, 145—151.
- HAMMOND, J. (1947): Animal breeding in relation to nutrition and environmental conditions. — *Biol. Rev.* **22**, 195—213.
- HEÜTS, M. J. (1949): Selection and adaptation in polygenic system. — *Proc. VIII. Int. Congr. Gen. Hereditas suppl.*, 594—595.
- KARP, M. (1936): Die Verteilung der Gene im dritten Chromosom von *Drosophila melanogaster*, die eine Wirkung auf die Sternital-Borsten ausüben. — *Zool. Zh.* **15**.
- MATHER, K. (1941): Variation and selection of polygenic characters. — *J. Genet.* **41**, 159—193.
- MACDOWELL, E. C. (1915): Bristle inheritance in *Drosophila*. I. Extra bristles. — *J. expt. Zool.* **19**, 61—97.
- MACDOWELL, E. C. (1917): Bristle inheritance in *Drosophila*. II. Selection. — *J. expt. Zool.* **23**, 109—146.
- MACDOWELL, E. C. (1920): Bristle inheritance in *Drosophila*. III. Correlation. — *J. expt. Zool.* **25**, 49—106.
- NEEL, J. V. (1940): The pattern of supernumerary macrochaetae in certain *Drosophila* mutants. — *Genetics*, **25**, 251—277.
- PANINA, K. A. (1938): Eine Analyse der Massenvariation „Zusätzliche Borsten“ bei *Drosophila fasciata* Meig. (*melanogaster*). — *Biol. Zh.* **7**, 217—222.
- PAYNE, F. (1918 a.): The effects of artificial selection on bristle number in *Drosophila ampelophila* and its interpretations. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **4**, 55—.
- PAYNE, F. (1918 b.): An experiment to test the nature of the variations on which selection acts. — *Indiana Univ. Studies*, **5**, 1—45.

- PAYNE, F. (1920): Selection for high and low bristle number in the mutant strain „reduced”. — *Genetics*, **5**, 500—542.
- RASMUSSEN, M. (1949): Inbreeding and selection on quantitative characters in *Drosophila*. — *Proc. VIII. Int. Congr. Genet. Hereditas suppl.*, 646.
- ROBERTSON, W. F. (1952): Interactions between chromosomes from large and small strains of *Drosophila melanogaster*. — *Quantitative Inheritance London*, 123—134.
- SEREBROVSKY, R. J. (1935): Acceleration of the rate of quantitative characters in *Drosophila melanogaster* by the action of X-rays. — *Zool. J. Moskau*, **14**, 465—480.
- STURTEVANT, A. H. (1917): An analysis of the effects of selection on bristle number in a mutant race of *Drosophila*. — *Anat. Rec.* **11**, 504.

VII. rész

- BYERLY, TH. C. (1930): The effects of breed on the growth of the chick embryo — *J. Morph.* **50**, 341—359.
- CASTLE, W. E. and P. W. GREGORY (1929): The embryological basis of size inheritance in the rabbit. — *J. Morph.* **48**, 81—103.
- CASTLE, W. E. and P. W. GREGORY (1931): The effects of breed on growth of the embryo in fowls and rabbits. — *Science*, **73**, 680—681.
- FÁBIÁN GY. (1954): Reciprokal hibridek eltéréseiről egér és nyúl kísérletek alapján. — *Allattani Közl.* **44**, 161—169.
- GREGORY, P. W. and H. GOSS (1935): Glutathione concentration and hereditary size. III. The backcross to the large parent race. IV. The effects of nursing upon the concentration. *J. exp. Zool.* **66**, 335—349.
- GREGORY, P. W., V. S. ASMUNDSON and H. GOSS (1936): Glutathione concentration and hereditary size. 5. Comparative studies with Barred Plymouth Rock and White Leghorn embryos. *J. exp. Zool.* **73**, 263—284.
- HAMMETT, F. S. (1930): The natural chemical regulation of growth by increase in cell number. — *Proc. Amer. Phil. Soc.* **69**, 217—223.
- MACARTHUR, J. W. and L. BUTLER (1938): Size inheritance and geometric growth processes in the tomato fruit. — *Genetics*, **23**, 253—268.
- PATRUSEV, V. I. (1937): On the inheritance of biochemical characters by animals and its relation to their growth. Glutathione concentration in the blood and difference in size of breeds of farm animals. — *CR. Acad. Sci. URSS (N. S.)* **14**, 573—577.
- WADDINGTON, C. H. (1952): Canalization of the development of quantitative characters. — *Quantitative Inheritance London*, 43—47.

О ТЕОРИИ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Д-р. Фабиан

Резюме

Автор дает литературный обзор более важных работ в области унаследования количественных (kontinuus и diskontinuus) признаков.

ON THE GENETICAL THEORY OF QUANTITATIVE CHARACTERS

GY. FABIÁN

Summary

In the Hungarian literature on genetics several authors have already dealt with the problem involving quantitative characters, but there has so far been no summarizing review of the question as a whole. Author would like to fill this gap or at least to initiate discussion and work along these lines.

This work is built up as follows: the introduction is a review of the quantitative (continuous and discontinuous) variation, as based on a few examples, contrasted with qualitative variation, and endeavour is made to indicate a practical and not a theoretical difference. It is shown in what respect the genetical theory of quantitative characters

is important. The following chapters deal with : I. How the question of the inheritance of quantitative characters came to be a separate genetical problem. II. The supposed principles of «polymerism». III. Calculations of factor numbers. IV. Objections to the factorial hypothesis of the inheritance of quantitative characters. V. Separating the phenotypic variance into its constituents. VI. Quantitative characters and selection. VII. Quantitative characters and ontogenesis.

From the author's notes and from grouping of the literary data, it is evident that he does not consider the factorial hypothesis entirely sufficient to explain the relations in the inheritance of quantitative characters but hopes to find the solution by ontogenetical and physiological investigations. From the practical standpoint, he considers expedient the combined use of environmental effects, selection, selection after hybridization, putting the emphasis now on the one, now on another according to the requirement.