

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР. ТОМ 19

БИОЛОГИЯ. 1970, № 1

<https://doi.org/10.3176/biol.1970.1.08>

В. КАСК

### ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА ИСКУССТВЕННОГО ОТБОРА ПРИ ЕСТЕСТВЕННОЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ВЫЗВАННОЙ $\gamma$ -ОБЛУЧЕНИЕМ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Вопрос о степени индуцирования радиацией генетической вариации в полигенных системах разных организмов и о влиянии этой вариации на эволюционный процесс — один из важнейших вопросов популяционной генетики. Данный вопрос также связан с искусственным отбором — селекцией. Ускорение же темпа селекции имеет большое практическое и теоретическое значение. К сожалению, работ, рассматривающих индуцированный и спонтанный мутационный процесс в полигенных системах, очень мало. Уже В. Иогансен (1925) экспериментально доказал, что эффективность отбора зависит от разнообразия исходного материала и чем наследственно однообразнее селектируемый материал, тем меньше эффект отбора. Это относится к отбору, проводимому на основе существующей изменчивости, и не затрагивает этой проблемы при мутационной изменчивости.

Как известно, в нормальных условиях мутации происходят редко и их определение затруднено, так как эксперименты ограничиваются числом поколений, что вызывает сомнение в возможности использования этих мутаций в селекции. Но использование индуцированного мутационного процесса меняет сущность этого явления.

Первыми исследователями в этой области являются, вероятно, Р. Себровская (1935) и П. Рокицкий (1936), которые исследовали X-облучение как увеличитель генетической вариации с целью использования индуцированного мутационного процесса в селекции. Рассматриваемым признаком они взяли число стерноплевральных щетинок у дрозофилы и установили увеличение генетической вариации после облучения, но заметных результатов при селекции, проведенной одновременно с облучением, они не получили.

В работах более позднего периода (Scossiroli, 1953; Buzzati-Traverso, 1953), в которых использовался тесный инбридинг, имеются указания на возможность фиксирования изменений, обусловленных облучением. Вышеуказанные авторы отмечают эффективность отбора, проведенного после облучения. С другой стороны, Г. Глейтон и А. Робертсон (Clayton, Robertson, 1955) установили некоторое увеличение вариабильности, но не добились полного успеха в селекции количественных признаков у облученных инбредных линий.

Некоторые авторы (Clayton, Robertson, 1955; Yamada, Kittagawa, 1961; Tobagi, Nei, 1965), в опытах которых проводился отбор на число щетинок дрозофилы, приводят данные о преимуществе селекции с облу-

чением над отбором в обычных условиях, хотя в работе Г. Глейтона и Л. Робертсона (Clayton, Robertson, 1964) указывается на сходство селекционных эффектов в облученных и стандартных стадах ввиду высокой частоты рецессивных леталей.

В настоящей работе изучается возможность использования в полигенных системах  $\gamma$ -лучами индуцированной генетической изменчивости при искусственном отборе.

### Материал и методика

Отбор производился на длину крыла *Drosophila melanogaster*. Исходной популяцией служили две нормальные линии *Drosophila melanogaster*: Кантон-С и Р-86 (из них первая более радиочувствительная), которые до эксперимента хранились в течение нескольких сот поколений в сиб-системе и в связи с типом селекции были разделены на пять групп (А, В, С, D, E) с двумя подлиниями в каждой.

Подлинии Кантон-С были обозначены С-1, С-2, С-3 и т. д., подлинии Р-86 — Р-1, Р-2, Р-3 и т. д. Таким образом, группа А содержала линии С-1, С-2 и Р-1, Р-2, которые были оставлены для контроля. В группе В (С-3, С-4, Р-3, Р-4) была произведена селекция на удлинение крыла без облучения, в группе С (С-5, С-6, Р-5, Р-6) — на укорачивание крыла без облучения, в группе D (подлинии: С-7, С-8, Р-7, Р-8) — на удлинение крыла с облучением самцов и в группе E (С-9, С-10, Р-9, Р-10) — на укорачивание крыла с облучением самцов.

Отбор производился следующим образом: у 20 самок и самцов измерялась длина крыла и из них выбирались родители следующего поколения (пара с крайними размерами крыла). По возможности выбиралась и вторая пара с такими же размерами, чтобы в случае гибели первой можно было продолжать отбор среди потомков второй пары. Через двухдневный перерыв отобранные мухи переносились на свежий корм, чтобы обеспечить сохранение культуры и возможность собрать неоплодотворенных самок в подходящее время. После появления первых личинок в корм было добавлено несколько капель дрожжевой суспензии для сохранения однородной пищевой среды и доведения до минимума конкуренции на количество пищи. Корм был агар-дрожжевым, температура развития  $25 \pm 0,5^\circ\text{C}$ . Длина крыла измерялась в световом микроскопе при помощи окулярмикрометра. В селективируемых линиях проводился отбор в каждом третьем поколении, после чего самцы группы D и E облучались в дозе 1500 p.

### Результаты и обсуждение

Отбор проводился в течение 20 поколений в соответствующих подлиниях обеих линий. Результаты опытов с линией Кантон-С приведены на рис. 1, результаты Р-86 — на рис. 2. Как видно по рисункам, линия Р-86 оказалась с меньшей вариацией и реакцией на отбор по сравнению с Кантон-С.

Так как в группе А отбора не производилось, то средняя длина крыла в подлиниях этой группы почти не изменилась за время эксперимента.

В группе В селектировались подлинии на удлинение крыла, при использовании существующей изменчивости. Полученные данные позволяют утверждать, что результат селекции полностью зависит от существующей изменчивости. В рамках эксперимента, продолжавшегося 20 поколений, не возможно было отметить новой, возникающей из спонтанных мутаций вариации. То же можно сказать о группе С.

В подлиниях групп D и E самцов подвергали облучению и влияние  $\gamma$ -облучения было довольно значительным для отбора в обоих направлениях (как на укорачивание, так и на удлинение крыла).

Сравнивая между собой группы В, С и D, E, можно обнаружить, что результаты селекций в группах D и E находятся в тесной связи с новой ге-

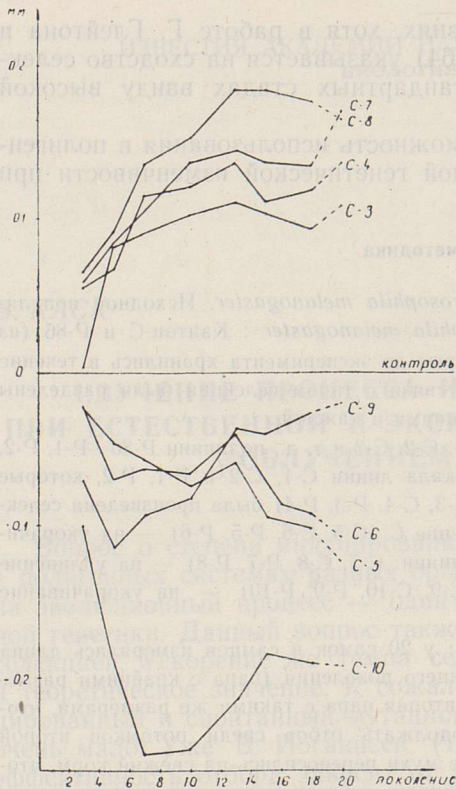


Рис. 1. Разность между контролем и селективируемыми подлинными Кантон-С (данные обработаны методом скользящей средней).

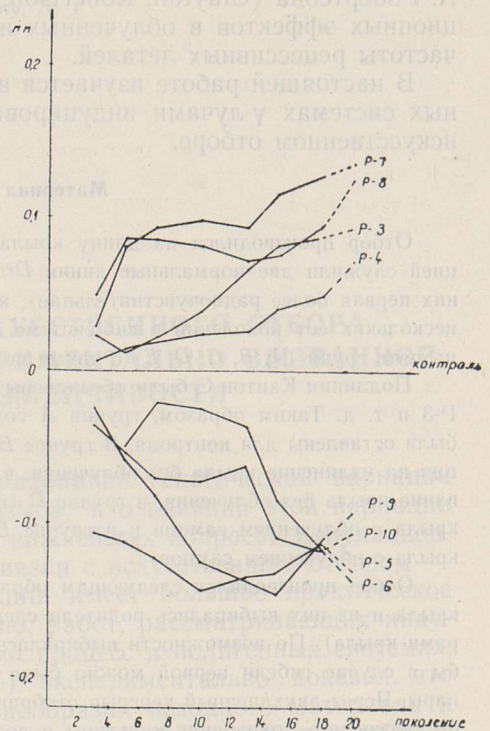


Рис. 2. Разность между контролем и селективируемыми подлинными Р-86 (данные обработаны методом скользящей средней).

нетической вариацией. Эта вариация вызвана, вероятно, индуцированной мутацией, которая в свою очередь оказалась доступной для отбора.

Изменчивость подлинных по вариационному коэффициенту приведена на рис. 3 и 4. Как было сказано выше, генетическая вариация линии Кантон-С в исходной популяции была больше вариации линии Р-86. Данные опыты показывают, что линия Кантон-С и в эксперименте больше линии Р-86 по отношению к вариационному коэффициенту. Временные увеличения вариационного коэффициента в группах *D* и *E* можно, вероятно, связать с повышенной вариабильностью, обусловленной  $\gamma$ -облучением, так как аналогичное явление в группах *B* и *C* не происходило.

Изменения вариационного коэффициента связаны также с селекционным эффектом, т. е. большему вариационному коэффициенту соответствует больший селекционный прогресс в последующих поколениях.

В ходе эксперимента было обнаружено, что у самок и самцов вариационный коэффициент почти одинаков, несмотря на то, что крыло самца почти на 10% короче. Коэффициент вариации у линий, селективируемых на укорачивание крыла, немного больше, чем у линий, селективируемых на удлинение крыла. Важно также отметить, что большее отклонение от контроля было получено у линий, селективируемых на укорачивание крыла. Эта разница не велика, но наши данные согласуются с соответствующими результатами Е. Рееве и Ф. Робертсона (Reeve, Robertson, 1953) о селективируемых аутбредных линиях и А. Тантави (Tantawy, 1959) — селективируемых инбредных линиях.

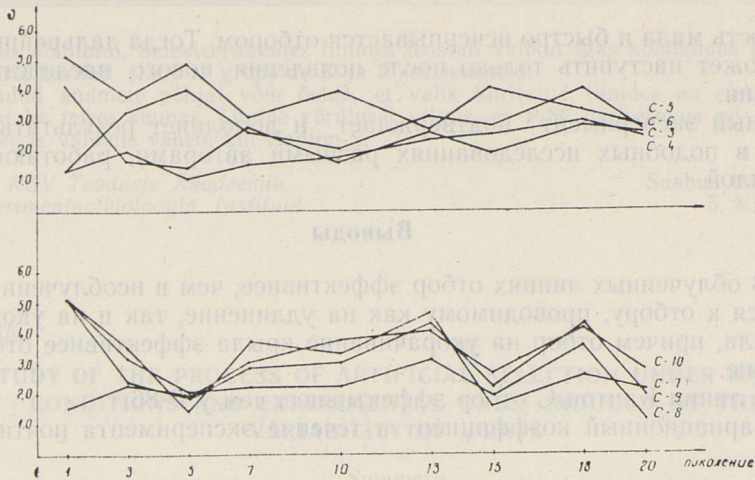


Рис. 3. Изменчивость подлиний по вариационному коэффициенту у Кантон-С (верхние — необлученные, нижние — облученные).

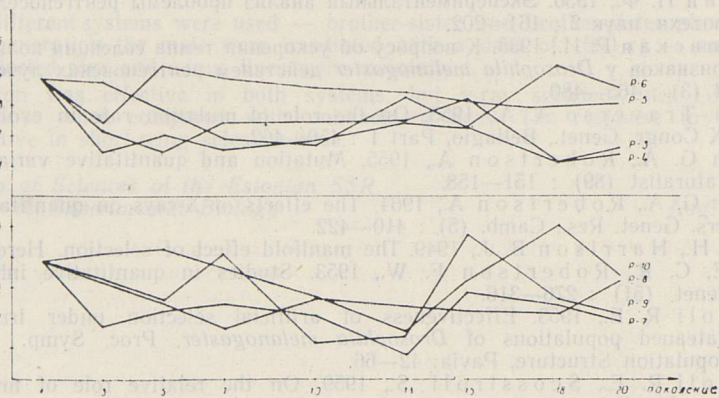


Рис. 4. Изменчивость подлиний по вариационному коэффициенту у P-86 (верхние — необлученные, нижние — облученные).

Тот факт, что вариационный коэффициент уменьшался в течение первых пяти поколений, а в дальнейшем колебания его касались определенного уровня, можно объяснить следующим образом.

Если отбором было подхвачено новое наследственное изменение, то при этом должна была измениться существовавшая генотипическая система и в результате должны были появиться возможности для использования тех генотипических ресурсов, которые в старой системе не могли быть использованы. Поэтому цикл изменчивости порождает новые циклы, накладывающиеся на предыдущий.

Конечно, далеко не во всех случаях отбор появившегося наследственного изменения должен привести к вскрытию новых ресурсов для отбора. Все зависит от взаимоотношения между наследственным изменением и его генотипической средой. В одних случаях волна изменчивости может быть очень значительной, в орбиту отбора включается сразу много генов и эффективность отбора продолжительна, хотя он проходит неравномерно: периоды эффективного отбора сменяются периодами стабилизации — как бы «плато» (Mather, Harrison, 1949). В других случаях создавшаяся из-

менчивость мала и быстро исчерпывается отбором. Тогда дальнейший прогресс может наступить только после появления нового наследственного изменения.

Данный эксперимент подтверждает и дополняет результаты, полученные в подобных исследованиях разными авторами, работающими с дрозофилой.

### Выводы

1. В облученных линиях отбор эффективнее, чем в необлученных. Это относится к отбору, проводимому как на удлинение, так и на укорачивание крыла, причем отбор на укорачивание крыла эффективнее отбора на удлинение.

2. У линии Кантон-С отбор эффективнее, чем у P-86.

3. Вариационный коэффициент в течение эксперимента почти не изменился.

### ЛИТЕРАТУРА

- Иоганнсен В., 1925. О наследовании в популяциях и чистых линиях. М.-Л.
- Рокицкий П. Ф., 1936. Экспериментальный анализ проблемы рентгеноотбора. Усл. зоотехн. наук 2 : 161—202.
- Серебровская Р. И., 1935. К вопросу об ускорении темпа селекции количественных признаков у *Drosophila melanogaster* действием рентгеновских лучей. Зоол. ж. 14 (3) : 465—480.
- Buzzati-Traverso A. A., 1953. On the role of mutation rate in evolution. Proc. IX Congr. Genet., Bellagio, Part 1 : 450—462.
- Clayton G. A., Robertson A., 1955. Mutation and quantitative variation. Amer. Naturalist (89) : 151—158.
- Clayton G. A., Robertson A., 1964. The effects of X-rays on quantitative characters. Genet. Res., Camb. (5) : 410—422.
- Mather H., Harrison B. J., 1949. The manifold effect of selection. Heredity (3).
- Reeve E. C. R., Robertson F. W., 1953. Studies in quantitative inheritance. J. Genet. (51) : 276—316.
- Scossiroli R. E., 1953. Effectiveness of artificial selection under irradiation of plateaued populations of *Drosophila melanogaster*. Proc. Symp. Genetics of Population Structure, Pavia: 42—66.
- Scossiroli R. E., Scossiroli S., 1959. On the relative role of mutation and recombination in response to selection for polygenic traits in irradiated populations of *Drosophila melanogaster*. Intern. J. Radiation Biol. (1) : 161—176.
- Tantawy A. O., 1959. Selection limits with sib-matings in *Drosophila melanogaster*. Genetics (44) : 287—296.
- Tobari I., Nei M., 1965. Genetics effects of X-rays on quantitative characters in a heterogeneous population of *Drosophila melanogaster*. Genetics (52) : 1007—1015.
- Yamada Y., Kittagawa O., 1961. Doubling dose for polygenic mutations in *Drosophila melanogaster*. Jap. J. Genet. (36) : 76—83.

Институт экспериментальной биологии  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
5/VIII 1969

V. KASK

### VALIKU EFEKTIIVSUS LOOMULIKU JA $\gamma$ -KIIRGUSEST TINGITUD MUUTLIKKUSE PUHUL

#### Resüme

Uuriti valiku efektiivsust spontaanse ja indutseeritud muteerumise puhul. Valik oli suunatud *Drosophila melanogaster*'i wild type liimide Canton-S ja P-86 tiiva pikene- misele ja lühenemisele. Mõlemad liinid jaotati vastavalt selektsiooni tüübile viide gruppi.

igas kaks alamliini. Selekteeritavates liinides teostati valikut igas kolmandas põlvkonnas, mille järel kiiritati (1500 r) gruppide *D* ja *E* isasisendeid.

Saadud andmete põhjal võib öelda, et valik kiiritatud liinides on efektiivsem nii ühes kui ka teises suunas. Liinide võrdlusel selgus, et P-86 varieeruvus on väiksem ja ta reageeris valikule vähem kui Canton-S.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetusse  
5. VIII 1969

## V. KASK

### A STUDY OF THE PROCESS OF ARTIFICIAL SELECTION UNDER NATURAL CONDITIONS AND EXPERIMENTAL ONES, INDUCED BY THE VARIABILITY OF $\gamma$ -RAYS

#### Summary

The paper is concerned with an experimental study of artificial selection under conditions of natural variability as well as variability induced by  $\gamma$ -rays. The effects of selection upon the wing length of *Drosophila melanogaster* (Canton-S and P-86) were studied.

Two different systems were used — brother-sister and brother-sister plus  $\gamma$ -rays (in each 3rd generation the male were irradiated with a dose of 1500 r) — and, for each system, selected plus and minus lines were maintained.

Selection was effective in both systems, but  $\gamma$ -ray selected lines usually show more response when compared with unirradiated ones. The response to selection is more effective in short-wing selected lines.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,  
Institute of Experimental Biology

Received  
Aug. 5, 1969