

ВЕЛЛО КАСК

ИЗМЕНЕНИЕ ВАРИАЦИИ ПРИ ОТБОРЕ ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

В опубликованных ранее работах (Каск, 1970, 1971) приведены результаты отбора на длину крыла диких линий *Drosophila melanogaster*, который в линии Р-86 продолжался 20 поколений и в Кантон-С — 35 поколений. В данной работе рассматривается фенотипическая изменчивость в течение этих экспериментов, которая рассчитывалась в виде коэффициентов варьирования.

Решением подобных проблем при изучении дрозофил занимались многие ученые (Robertson, Reeve, 1952; Tantawy, 1964 и др.). Одни исследовали размеры тела, количество щетинок (Clayton и др., 1957), другие — продуктивность яиц (Robertson, 1957a) и размер яичников (Robertson, 1957b).

В наших опытах коэффициенты варьирования были сгруппированы соответственно типу отбора и подвергнуты четырехфакторному дисперсионному анализу. Анализовались: действие γ -облучения, кратность отбора (эффект поколения), направление отбора и влияние пола. Результаты дисперсионного анализа для линии Кантон-С приведены в табл. 1 и для линии Р-86 — в табл. 2. Данные этих таблиц показывают, что все четыре фактора имеют как бы одинаковое значение для обеих линий. Так, γ -облучение не имеет достоверного значения ни у линии Кантон-С, ни у линии Р-86, хотя в последней эффект облучения как бы значительнее. На первый взгляд кажется, что во время опытов не произошло повышения или изменения фенотипической изменчивости за счет γ -облучения. Однако это еще не позволяет утверждать, что под влиянием γ -облучения нужных нам мутаций не возникает. Как показывают вычисления, величины σ или γ могут реально не изменяться в случае, если мутации возникают в небольшом количестве. Для иллюстрации можно привести пример Р. Серебровской (1935), которая показала, что даже при 10% слабых (1 щетинка) мутаций σ почти равна средней σ для популяции (1,5). Так как мухи всех подлиний в нашем эксперименте разводились путем тесного инбридинга, то некоторая исходная изменчивость должна быть использована в течение первых 9—10 поколений. Кроме того, спаривание подобного с подобным (ассортативное скрещивание) ускоряло падение гетерозиготности. Однако процесс эффективного отбора в облученных линиях продолжался в наших опытах все время, и это позволило сделать вывод, что отбор в значительной части своего действия основывается не на первоначальных, а на вновь появляющихся мутационных изменениях. В некоторых подлиниях эффективность отбора, по-видимому, была следствием включения в отбор спонтанных мутаций, но не исключена и возможность рекомбинации наследственного материала,

Таблица 1

**Результаты дисперсионного анализа коэффициентов варьирования
у линии Кантон-С**

Источник варьирования	ss	df	ms	F фактическое	F табличное	
					P=0,05	P=0,01
Общее	54,85	103				
A (γ-облучение)	0,08	1	0,08	0,04	4,0	7,2
B (кратность отбора)	16,61	12	1,38	6,27	2,0	2,6
C (направление)	16,24	1	16,24	73,8		
D (пол)	0,01	1	0,01	0,005		
A × B	5,79	12	0,48	2,18	2,0	2,6
A × C	0,11	1	0,11	0,06		
A × D	0,08	1	0,08	0,04		
B × C	3,52	12	0,29	1,31	2,0	2,6
B × D	1,28	12	0,10	0,5		
C × D	0,16	1	0,16	0,94		
Остаток	10,97	49	0,22			

Таблица 2

**Результаты дисперсионного анализа коэффициентов варьирования
у линии Р-86**

Источник варьирования	ss	df	ms	F фактическое	F табличное	
					P=0,05	P=0,01
Общее	36,61	71				
A (γ-облучение)	0,36	1	0,36	2,11	4,1	7,5
B (кратность отбора)	9,03	8	1,12	6,58	2,2	3,1
C (направление)	9,60	1	9,60	56,4	4,1	7,5
D (пол)	0,33	1	0,33	1,94		
A × B	6,18	8	0,77	4,52	2,2	3,1
A × C	0,14	1	0,14	0,82		
A × D	0,003	1	0,003	—		
B × C	4,06	8	0,50	2,94	2,2	3,1
B × D	1,22	8	0,15	0,88		
C × D	0,06	1	0,06	0,03		
Остаток	5,63	33	0,17	—		

Кратность отбора (эффект поколения) имела достоверное значение ($P=0,01$) у обеих линий. Поскольку кратность отбора имеет несколько градаций, то нужно установить, одинаково ли влияют они на достоверность кратности отбора, т. е. является она результатом одного отбора или нескольких, но не затрагивает всех кратностей. Для этого на основе суммарных коэффициентов варьирования по поколениям (из дисперсионного анализа) построены графики (рис. 1). Как видно из рис. 1, для обеих кривых характерно понижение уровня варьирования после первого отбора, а затем у линии Р-86 (рис. 1А) наблюдается медленное повышение этого уровня. Линия Кантон-С (рис. 1Б) ведет себя в этом отношении иначе. В последнем случае колебания значения коэффициента варьирования более резки и даже трудно определить тип кривой, который подходит к таким точкам. Точки на рис. 1 нанесены вместе с тремя ошибками, чтобы

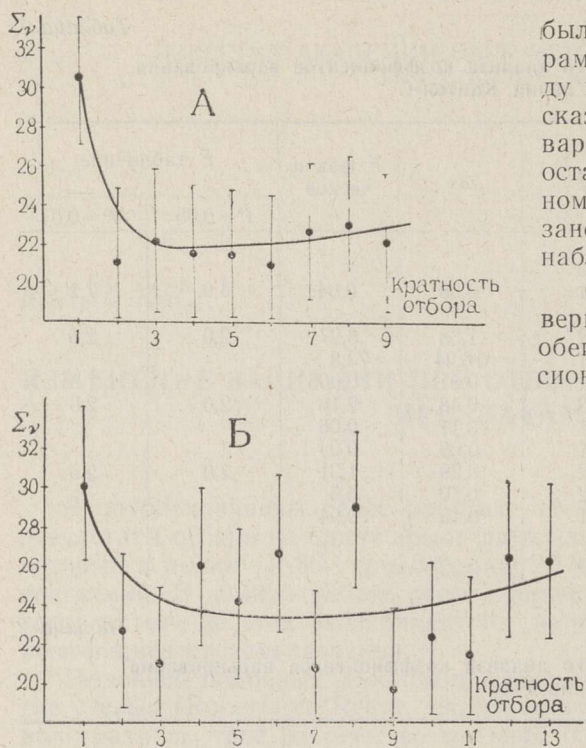


Рис. 1. Изменение суммарных коэффициентов варьирования по поколениям (А — линия Р-86, Б — линия Кантон-С).

чения (А) и кратностей отбора (В) у обеих линий и взаимодействие направления и кратностей отбора у линии Р-86. Достоверность взаимодействия $A \times B$ является результатом действия γ -облучения в некоторых поколениях. Если проследить суммарные коэффициенты варьирования по парам (облученные и необлученные), то выясняется, что для линии Р-86 в 6 случаях из 9 у облученных они выше, чем у необлученных, а у линии Кантон-С 7 случаев из 13 говорят в пользу облучения. Так как в данном анализе γ -облучение не имело достоверного значения, а отбор давал результаты при каждой кратности, то во взаимодействии $A \times B$ нужно искать скрытое действие γ -облучения. В этих случаях, возможно, произошло повышение изменчивости, за счет которого отбор и в дальнейшем был эффективен. Достоверность взаимодействия $B \times C$ у линии Р-86 легко объяснить, построив кривую по направлениям на основе суммарных коэффициентов варьирования (по поколениям).

Как видно из рис. 2, кривая минуснаправленных коэффициентов варьирования выше кривой плюснаправленных. Можно также сделать вывод, что коэффициенты варьирования имеют как бы тенденцию к увеличению. После вышесказанного выявляется, что одной из причин асимметрии у линии Р-86 (Каск, 1970) является более высокая изменчивость в минуснаправленном отборе, а на основе большого размаха изменчивости легко объясняется более эффективный отбор в этом направлении. Так как в данном эксперименте использовался тесный инбридинг, то необходимо выяснить влияние инбридинга на вариацию. Широко распространено мнение о том, что инбредные линии представляют собой достаточно

было видно между какими отборами разница достоверна, а между какими нет. В целом можно сказать, что коэффициенты варьирования в данном случае остались почти на первоначальном уровне, хотя, как было сказано выше, после первого отбора наблюдалось понижение уровня.

Определялась также достоверность направления отбора у обеих линий. Так как в дисперсионном анализе общая сумма коэффициентов варьирования при минуснаправленном отборе у обеих линий превышала общую сумму коэффициентов варьирования при плюснаправленном отборе, а последняя наблюдалась на уровне контроля, то, следовательно, достоверность обусловлена минуснаправленным.

Как видно из табл. 1 и 2, пол не имел достоверного значения ни у Р-86, ни у Кантон-С. Однако достоверными оказались взаимодействие γ -облу-

однородные группы особей в силу достигнутой почти стопроцентной гомозиготности.

Однако в настоящее время накапливается все больше данных, свидетельствующих как раз об их повышенной изменчивости. Весьма интересны и показательны данные, полученные при изучении инбридинга у дрозофилы. М. Расмусон (Rasmuson, 1951) анализировал изменчивость числа щетинок в серии линий, инбридированных до 60—70 поколений с помощью спаривания полных сибсов, а также у гибридов и в диких популяциях. Наименьшая изменчивость отмечена у гибридов, более высокая — в инбредных линиях и в ряде случаев в диких популяциях дрозофилы. При изучении изменчивости длины крыла у дрозофилы (Robertson, Reeve, 1952) было обнаружено, что в инбредных линиях фенотипическая изменчивость была в 2 раза выше, чем у инкроссов. А. О. Тантави (Tantawy, 1957a, 1957b) изучал влияние двух систем спаривания (брат-сестра и двойные кузены), различающихся по интенсивности инбридинга, у *Drosophila melanogaster* на длину крыла и торакса.

При достижении уровня инбридинга 25, 50 и 75% измерялись признаки, определялись их наследуемость и общая фенотипическая изменчивость. Характерно для всех линий то, что при коэффициенте инбридинга, равном 25%, фенотипическая изменчивость была выше, чем в исходной аутбредной популяции, хотя затем она уменьшалась по мере увеличения уровня инбридинга.

В поисках причин повышенной изменчивости инбредных линий и групп прежде всего необходимо учесть поведение генетического компонента общей фенотипической изменчивости. Это вполне логично и подтверждено многими фактами. Иногда при инбридинге (Tantawy, 1957a) наблюдается заметное повышение генетической изменчивости. Этот факт, особенно в первых поколениях инбридинга, может быть объяснен общеизвестной тенденцией инбридинга вызывать и усиливать генетическую дивергенцию внутри тех групп, где он применяется. Следствием повышенной генетической изменчивости может быть общее возрастание фенотипической изменчивости. Как известно, со времен Ч. Дарвина укрепилось представление о том, что отбор сильнее всего изменяет наследственную структуру популяции. Однако Ч. Дарвин и большинство ученых считали, что отбор как таковой не вызывает появления новых изменений. В 1914 г. В. Е. Касл (Castle, Philips, 1914) высказал мысль о влиянии отбора на изменчивость наследственных факторов. После продолжительных дискуссий и возражений со стороны Х. Д. Меллера (Muller, 1914) и других он и сам отказался от своих взглядов, признав, что полученные им при отборе результаты объясняются наличием в популяции ряда расщепляющихся факторов. Вновь выступил с подобными соображениями Х. Д. Гудейль (Goodale, 1937), проанализировав два случая эффективного отбора. Он высказал предположение, что отбор сам создает для себя желательную изменчивость, т. е. изменчивость в том направлении, в каком ведется отбор.

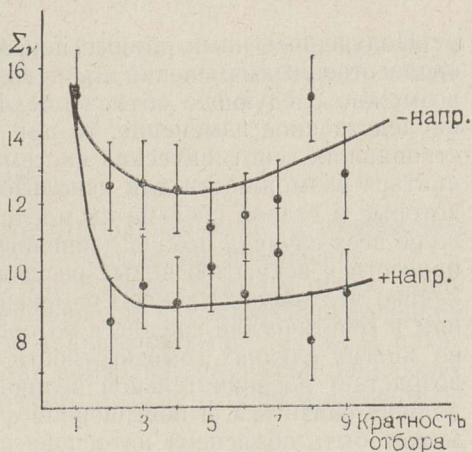


Рис. 2. Изменение суммарных коэффициентов варьирования в зависимости от направления у линии Р-86.

Полученные нами данные показывают, что, действительно, появление наследственных изменений имеет связь с отбором. По П. Рокицкому (1959), возможно следующее объяснение. 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. Конечно, далеко не во всех случаях отбора появившееся наследственное изменение должно привести к вскрытию новых ресурсов для отбора. Все зависит от того, каково это наследственное изменение и каково взаимоотношение между ним и генетической средой, в которой оно произошло. Если допустить, что во многих случаях гомозиготность вследствие инбридинга действительно возрастает до значительной величины, то генотипическая изменчивость должна снизиться, и повышенная фенотипическая изменчивость инбредов может быть объяснена на основе предположения о повышенной паратипической изменчивости гомозигот.

Особого внимания заслуживают многочисленные работы, посвященные действию дисруптивного отбора (Thoday, 1963; Thoday, Gibson, 1962).

В этих работах по искусственному дисруптивному (разделяющему) отбору линий с различным количеством стерноплевральных щетинок показано, что этот тип селекции может: 1) увеличивать генетическую вариабильность и одновременно с этим генетическую приспособленность компонентов популяции; 2) «расщеплять» популяцию на две части, между которыми возможно лишь небольшое эффективное скрещивание.

Начиная с работ Х. Мазера и Б. Харрисона (Mather, Harrison, 1949) во многих экспериментах пытались использовать радиацию для увеличения изменчивости в полигенных системах и многие делали это успешно.

В принципе, в этом случае могут действовать два фактора: 1) индуцирование новых мутаций облучением; 2) увеличение рекомбинаций за счет облучения, которые в свою очередь могут обуславливать новую изменчивость полигенных систем. Р. Е. и С. Скоссиролли (Scossiroli, Scossiroli, 1959) исследовали роль мутаций и рекомбинаций (Х-лучи) в искусственном отборе. Они пришли к выводу, что уровень рекомбинаций, индуцированных Х-лучами, не играет важной роли в прогрессе селекции и успех эффективности отбора, вероятно, обусловлен мутационной изменчивостью или некоторыми другими причинами.

Однако более ранние работы (Mavor, Sevenom, 1924a, 1924b) показали, что облучение повышает уровень рекомбинаций у дрозофилы. Х. Меллер (Muller, 1925) доказал эффективность влияния Х-лучей на рекомбинационный уровень, особенно в средних участках длинных хромосом. Экспериментально доказано (Whittinghill, 1951) действие γ -облучения на увеличение рекомбинаций в третьей хромосоме (доза 4000 p).

Если сравнивать наши результаты с данными других исследователей, которые изучали уровень мутабельности полигенных систем и изменение вариации, то более подходящими для нас могут быть результаты работы О. Китагава (Kitagawa, 1967), А. О. Тантави (Tantawy, 1956a, 1956b) и других. С данными этих авторов наши результаты более или менее сравнимы.

Так, по мнению некоторых из них (Tantawy, El-Helw, 1965; Kitagawa, 1967), фенотипическая вариация в связи с возрастанием инбридинга уменьшается до тех пор, пока не достигается потолок при отборе. Как видно из рис. 1, начиная с 7—8-го поколений имеет место увеличение коэффициентов варьирования, а до этого происходит их достаточно резкое уменьшение. К этому времени достигают потолка необлученные линии (Каск, 1970), а через несколько поколений наблюдается сдвиг в сторону

повышения у облученных линий. Это в свою очередь указывает на тесную связь между результатами отбора, вариабильностью материала и изменчивостью, обусловленной γ -облучением.

Выводы

1. У обеих линий после первого же отбора наблюдается понижение уровня варьирования признака, а затем — медленное повышение.

2. Вариация при отборе на уменьшение длины крыла у обеих линий выше, чем вариация при отборе на увеличение, т. е. в минуснаправленном отборе коэффициенты варьирования по значениям выше тех же в плюснаправленном отборе. Полюсы по вариации признака ведут себя одинаково.

3. Существует тесная связь между результатами отбора и вариабильностью материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Каск В., 1970. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной γ -облучением изменчивости. Изв. АН ЭстССР. Биол. **19** (1) : 78—83.
- Каск В., 1971. Отбор на длину крыла *Drosophila melanogaster* при разных температурных условиях развития на фоне естественной и γ -облучением индуцированной изменчивости. Изв. АН ЭстССР. Биол. **20** (1) : 53—61.
- Рокицкий П. Ф., 1959. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной рентгеновским облучением изменчивости. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. **64** (4).
- Серебровская Р. И., 1935. К вопросу об ускорении темпа селекции количественных признаков у *Drosophila melanogaster* действием рентгеновских лучей. Зоол. ж. **14** (3).
- Castle W. E., Phillips P. S., 1914. Piebald rats and selection. Carnegie Inst. Washington 241.
- Clayton G. A., Morris J. A., Robertson A., 1957. An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term response to selection. J. Genetics **55** : 131—151.
- Goodale H. D., 1937. Can artificial selection produce unlimited change. Amer. Naturalist **71** (736).
- Kitagawa O., 1967. The effects of X-ray irradiation on selection response in *Drosophila melanogaster*. Japan. J. Genetics **42** (2) : 121—137.
- Mather H., Harrison B. J., 1949. The manifold effect of selection. Heredity (3).
- Mavor J. W., Severson H. K., 1924a. Crossing over in the second chromosome of *Drosophila melanogaster* in the F_1 generation of X-rayed females. Amer. Naturalist **58** : 311—315.
- Mavor J. W., Severson H. K., 1924b. An effect of X-rays on the linkage of Mendelian characters in the second chromosomes of *Drosophila melanogaster*. Genetics **9** : 70—89.
- Muller H. J., 1914. The bearing of the selection experiments of Castle and Phillips on the variability of genes. Amer. Naturalist **48** (567).
- Muller H. J., 1925. The regionally differential effect of X-rays on crossing over in autosomes of *Drosophila*. Genetics **10** : 470—507.
- Rasmuson M., 1951. Variation in inbred lines of *Drosophila melanogaster*. Hereditas **37** : 561.
- Robertson F. W., 1957a. Studies in quantitative inheritance. X. Genetic variation of ovary size in *Drosophila*. J. Genetics **55** : 410—427.
- Robertson F. W., 1957b. Studies in quantitative inheritance. XI. Genetic and environmental correlation between body size and egg production in *Drosophila melanogaster*. J. Genetics **55** : 428—443.
- Robertson F. W., Reeve E., 1952. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. J. Genetics **50** (3) : 415—448.
- 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. Radiat. Biol. (1) : 161—176.
- Tantawy A. O., 1956a. Response to selection and changes of genetic variability for wing length in *Drosophila melanogaster* with brother-sister matings. Genetica **28** : 176—200.

- Tantawy A. O., 19566. Selection for long and short wing length in *Drosophila melanogaster* with different systems of mating. *Genetica* 28 : 231—262.
- Tantawy A. O., 1957a. Genetic variance of random mated lines of *Drosophila melanogaster* in relation to coefficients of inbreeding. *Genetics* 42 : 121.
- Tantawy A. O., 19576. Heterosis and genetic variance in hybrids between inbred lines of *Drosophila melanogaster* in relation to the level of homozygosity. *Genetics* 42 : 535.
- Tantawy A. O., 1964. Studies on natural populations of *Drosophila*. III. Morphological and genetical differences in wing length of *D. melanogaster* and *D. simulans* in relation to seasonal fluctuations. *Evolution* 18.
- Tantawy A. O., El-Helw M. R., 1965. Studies on natural population of *Drosophila*. V. Correlated response to selection in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 53 : 97—110.
- Thoday I. M., 1963. Effect of disruptive selection with negative assortative mating. *Genet. Res.* 4 (2) : 318.
- Thoday I. M., Gibson B., 1962. Isolation by disruptive selection. *Nature* 193 : 4821.
- Whittinghill M., 1951. Some effects of gamma rays on recombination and crossing over in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 36 : 332—355.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
28/IX 1970

VELLO KASK

VARIATSIIONI MUUTUSED KVANTITATIIVSETE TUNNUSTE JÄRGI TEOSTATUD VALIKU PUHUL

Resümee

Uuriti spontaansel ja indutseeritud muutlikkusel baseerunud ning kvantitatiivsete tunnuste järgi teostatud valiku poolt põhjustatud muutusi *Drosophila* fenotüübilises variatsioonis.

Pärast esimest valikut täheldati variatsiooni vähenemist, valiku hilisematel etappidel aga toimus variatsiooni mõningane suurenemine. Selgus, et tiiva lühenemise suunas toimunud valiku puhul on variatsioon suurem kui tiiva pikenemise suunas tehtud valikul.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
28. IX 1970

VELLO KASK

VARIATION CHANGES DUE TO SELECTION OF QUANTITATIVE CHARACTERS

Summary

The changes in phenotypic variances for wing length at selection based on spontaneous and induced mutability in two wild type lines of *Drosophila* were studied.

It was established that after the first selection both lines showed a decrease in variability, whereas at later stages of selection a certain increase in variation was revealed.

It proved that the variation of the character at selection in the short-wing lines was greater than in the long-wing ones.

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

Received
Sept. 28, 1970