

241981

ТАРТУСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

---

В.О. КАСК

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ  
ПРИЗНАКАМ У DROSOPHILA MELANOGASTER  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИНДУЦИРОВАННОГО МУТА-  
ЦИОННОГО ПРОЦЕССА**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

*Dis. Tart.*

402736

ТАРТУ 1971



ТАРТУСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ.

---

На правах рукописи

**В.О. КАСК**

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ  
ПРИЗНАКАМ У DROSOPHILA MELANOGASTER  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИНДУЦИРОВАННОГО МУТА-  
ЦИОННОГО ПРОЦЕССА**

( Диссертация написана на русском языке )

**03.103-генетика**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

ТАРТУ 1971

Диссертация выполнена на кафедре генетики и селекции Ленинградского государственного университета и в секторе генетики Института экспериментальной биологии АН ЭССР.

Диссертация изложена на 163 страницах машинописного текста, включая 32 таблицы. К работе прилагается 42 рисунка. Список литературы насчитывает 201 название, в том числе 48 на русском языке.

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук, доцент К.В.Ватти.

Официальные оппоненты:  
доктор биологических наук М.А.Арсеньева,  
кандидат биологических наук Н.В.Ворошилов.

Ведущее учреждение - Рижский государственный университет.

Автореферат разослан "7" ..... 1971 г.

Защита диссертации состоится "7" ..... 1971 г.  
на заседании Совета биологического отделения Биолого-географического факультета Тартуского государственного университета. ЭССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 18.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ТГУ.

Ученый секретарь ТГУ

*М. Маарна*  
(И.М а а р о с)

☪  
Tartu Riikliku Ülikooli  
Reamatukogu

401782

Одной из важных и недостаточно изученных проблем, стоящих перед современной генетикой, является проблема отбора по количественным признакам.

Это связано, с одной стороны, с интересом генетиков к трудным для генетического анализа количественным признакам, где исследователь имеет дело с непрерывной изменчивостью, которая определяется взаимодействием большого количества генов и в сильной степени зависит от условий онтогенеза.

С другой стороны, проблема отбора связана с познанием закономерностей, лежащих в основе эволюции популяций.

Несмотря на то, что многочисленными исследованиями доказана возможность изменения количественных признаков в заданном направлении путем отбора, многие вопросы еще остаются неясными.

Так, хотя и установлено, что индуцированная изменчивость способствует успеху отбора, неясно, зависит ли этот успех от мутабельности исходного материала.

Вопрос о связи эффективности отбора с фенотипической изменчивостью в популяции также не имеет однозначного ответа.

Недостаточно изучены и особенности отбора, проводимого в разных направлениях — на увеличение и уменьшение выражения признака, и неизвестно, как эти особенности проявляются в различных генотипах. Неясен и вопрос о реакции особей разных полов на отбор, в связи с их изменчивостью, а также чувствительностью к действию различных факторов среды.

Разносторонний анализ подобного рода позволил бы проанализировать закономерности отбора, являющиеся общими или специфическими для различных генотипов и разных полов, связать их с изменчивостью и мутабельностью материала и, в итоге, приблизиться к пониманию механизмов действия отбора.

Такой анализ и послужил целью настоящего исследования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика линий. Эксперименты проводились на линиях дикого типа *Drosophila melanogaster* P-86, Кантон-С и Иноземцево. Поскольку в основной части работы линия Иноземцево не использовалась, то ее детальная характеристика не приводится. Линия P-86 выведена Ю.Оленовым в 1958 году, а линия Кантон-С разводится в лабораториях уже около 40 лет.

Для сравнительной характеристики спонтанной и индуцированной мутабельности этих линий приведена табл. I, составленная по данным различных авторов, которая свидетельствует о более высоком уровне спонтанного мутирования в линии P-86 и о повышенной ее мутабельности при действии температуры и рентгеновых лучей по сравнению с линией Кантон-С.

Методика облучения. Самцы облучались  $\gamma$ -лучами в дозе 1500 р (390 р/мин) на установке Луч-1 ( $Co^{60}$ ) после каждого отбора непосредственно перед посадкой их к самкам. Доза 1500 р была выбрана потому, что она индуцирует достаточную частоту мутаций и в то же время не вызывает значительной гибели потомков за счет доминантных летальных мутаций.

## Т а б л и ц а I

Мутабельность линий Р-86 и Кантон-С

Р-86		Кантон-С	
Частота мутаций %	Автор	Частота мутаций %	Автор

Рецессивные сцепленные с полом летальные мутации

Спонтанный уровень	0,47	Ватти и др. (1967)	0,04	Ватти и др. (1964)
Рентгеновы лучи (1500 р)	5,30	Там же	1,81	Ватти (1961)
Температура +37°C	0,62	Там же	0,11	Там же

Доминантные летальные мутации

Спонтанный уровень	6,8	Волчков, Воробцова (1964)	13,5	Волчков, Воробцова (1964)
Рентгеновы лучи (1500 р)	28		28	

Методика температурного воздействия. В предварительной части работы проведено изучение длины крыла мух в зависимости от температурных условий их развития. Мухи вышеуказанных линий содержались на обычном дрожжевом корме в термостате при температурах: 15,0; 17,5; 20,0; 22,5; 25,0; 27,5°C.

Основная часть исследуемого материала во время отбора содержалась при нормальной для дрозофилы температуре (25,0°), а несколько сублиний - в условиях пониженной температуры (20,0°).

Методика измерения длины крыла. Измерение длины крыла проводилось при помощи светового микроскопа МБИ-3 с применением окулярмикрометра. Измерялось только нормально сфокусированное крыло. Повторные измерения показали, что ошибка при такой методике не превышала 1%. В связи с тем, что величина правого и левого крыла у мух варьирует закономерно (Reeve, Robertson, 1954), измерялось только нормально развитое правое крыло по третьей продольной жилке до ее соединения со второй продольной жилкой.

Схема опыта. В опытах было использовано по 17 сублиний линий Кантон-С и Р-86, а также контроль. Отбор проводился на увеличение и уменьшение длины крыла с воздействием и без воздействия  $\gamma$ -облучения, кроме того, некоторые сублинии дополнительно подвергались воздействию пониженной (20,0°) температуры. В облучаемых сублиниях самцы облучались после каждого отбора непосредственно перед посадкой их к самкам.

В зависимости от типа отбора, температурного и  $\gamma$ -воздействия сублинии были разделены на восемь групп (см. таблица 2).

Отбор проводился следующим образом: измерялась длина крыла у 20 самок и самцов и из них выбирались родители следующего поколения (пара с крайними размерами крыла). По возможности выбиралась и вторая пара с такими же размерами крыла, чтобы в случае гибели первой можно было продолжать отбор среди потомства второй пары.

Т а б л и ц а 2

Группа	Направление отбора	γ-облучение, р	Температура содержания культур, °С
П-25	+	-	25
М-25	-	-	25
ПО-25	+	1500	25
МО-25	-	1500	25
П-20	+	-	20
М-20	-	-	20
ПО-20	+	1500	20
МО-20	-	1500	20
К-25	без отбора	-	25
К-20	без отбора	-	20

Примечание. П - отбор в плюс направлении, М - отбор в минус направлении, О - облучение, К - контроль.

Отбор проводился через каждые два поколения у линии Р-86 в течение 20, а у линии Кантон-С - 35 поколений.

В течение всего эксперимента использовался тесный инбридинг (скрещивание брат x сестра). Двух-трехдневные девственные самки скрещивались с самцами того же возраста.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Влияние температуры развития на длину крыла мух

Известно, что развитие большинства количественных признаков в значительной мере определяется условиями онтогенеза, из которых для дрозофилы одно из существенных — температура, при которой протекает ее развитие. В то же время в проблеме отбора неясным остается вопрос о том, меняется ли эффективность отбора при изменении выражения количественного признака. Кроме того, в работах ряда авторов (Muller, 1928; Ватти, 1961; Tantawy, 1961; Тихомирова, 1964; Захаров, Инге-Вечтомов, 1961; Сянка, 1967) показано, что действие температуры может модифицировать эффекты отбора.

Исходя из этого, в настоящей работе исследовалась зависимость длины крыла от температуры развития, а также влияние температуры на эффективность отбора.

Как показал трехфакторный дисперсионный анализ, длина крыла достоверно зависит от температуры развития мух (рис. 1), а также от пола и генотипа. Особенно значительно влияние пола — во всех линиях крыло у самок длиннее, чем у самцов, что можно объяснить большей величиной самок (Tantawy, Rakha, 1964).

В то же время между линиями обнаружены существенные различия. У мух линии Кантон-С крыло самое короткое, у линии Иноземцево — самое длинное, а Р-86 занимает промежуточное положение. Степень межлинейных различий зависит от температуры. Наиболее значительные межлинейные различия обнаружены в пределах температур 15,0–20,0°, при температурах 22,5–27,5° различия эти уменьшаются или исчезают совсем. Температура развития оказывает очень

большое влияние на длину крыла. В условиях пониженной температуры у всех линий длина крыла относительно велика и достигает максимума у Кантон-С и Иноземцево при  $17,5^{\circ}$ , у Р-86 при  $17,5-20,0^{\circ}$ . Понижение, как и повышение, температуры сопровождается укорочением крыла. Длина крыла минимальна при  $27,5^{\circ}$ .

Поскольку установлено, что длина крыла находится в четкой зависимости от температуры развития особи, то в дальнейших опытах строго соблюдались температурные режимы и условия содержания исследуемых линий.

### Отбор на длину крыла

В связи с большим объемом работы в опыт по отбору были взяты две линии: Р-86 и Кантон-С. Их характеристика по длине крыла при температуре развития  $25,0^{\circ}$  приведена в табл. 3.

Т а б л и ц а 3

Длина крыла в относительных единицах  
(1 мм = 49 ед.) у самок и самцов линий Кантон-С  
и Р-86

Линия		Количество (n)	Средняя длина крыла ( $\bar{x}$ )	Разница между самками и самцами
Кантон-С	Самки	20	$83,6 \pm 0,4$	$12,6 \pm 0,6$
	Самцы	20	$71,0 \pm 0,4$	
Р-86	Самки	20	$85,0 \pm 0,2$	$10,0 \pm 0,5$
	Самцы	20	$75,0 \pm 0,4$	

Отбор по количественным признакам изучался многими исследователями (Mather, Harrison, 1949; Robertson, Reeve, 1952; Reeve, Robertson, 1953; Rasmuson, 1955;

Рокицкий, 1936; 1959), но в явлениях, сопровождающих его, до сих пор много неясного. Обычно при объяснении эффекта отбора исходят из уменьшения генотипической изменчивости и изменения плодовитости и жизнеспособности, которые в свою очередь коррелируют с отобранными признаками.

В данной работе во всех сублиниях был определен эффект отбора, т.е. разность между средними значениями селектируемых сублиний и контролем (в процентах). При анализе были сгруппированы сублинии на основе одноименного направления отбора и воздействия  $\gamma$ -облучения или без него. Для таких групп был также вычислен эффект отбора в каждом поколении и на основе этих новых средних, характеризующих поведение группы в течение эксперимента, построены графики.

На рис. 2 и 3 приводятся результаты отбора в группах П-25, М-25, ПО-25 и МО-25 линий Кантон-С и Р-86 без учета пола (обработка методом скользящей средней по трем точкам). Как видно из этих рисунков, отбор в первых поколениях очень эффективен, а затем его эффект падает, т.е. отбор как бы достигает "потолка" в каком-то определенном поколении, например, в линии Кантон-С - в пределах 10-13 поколений. Так, кривая П-25 (рис. 2) до десятого поколения имеет резкий подъем, а начиная с тринадцатого поколения она более или менее параллельна оси абсцисс. Это означает, что до десятого поколения отбор эффективен, а с тринадцатого эффекта почти не наблюдается. У облученных групп (ПО-25 и МО-25) после достижения "потолка" имеет место вторичный подъем кривой эффективности отбора. У линии Р-86 (рис. 3) затухание эффектов отбора наблюдается только в последних поколениях (15-20) и лишь при отборе на укорочение крыла.

Необходимо отметить, что в линии Р-86, в отличие от Кантон-С, сублинии по-разному реагируют на отбор, проводимый в разных направлениях. Сублинии, в которых отбор проводился на уменьшение длины крыла, реагируют на него зна-

чительно быстрее и отбор в них эффективнее, чем в тех, в которых отбор проводился на увеличение длины крыла. В связи с этим интересно отметить, что в минус группах по эффективности отбора линии практически не различаются, а по эффективности отбора на удлинение крыла линия Кантон-С выше, чем Р-86.

Для дальнейшего анализа эффекта отбора, групповые средние по поколениям (группы П-25, М-25, ПО-25 и МО-25) подвергались четырехфакторному дисперсионному анализу (Шеффе, 1963) по следующим факторам: эффективность  $\gamma$ -облучения, кратность отбора, направление отбора и пол. Чтобы в каждой группе было одинаковое количество градаций, у линии Кантон-С для анализа были взяты данные по первым тридцати поколениям, а у линии Р-86 - по двадцати поколениям.

Достоверными оказались влияние  $\gamma$ -облучения и кратности отбора в обеих линиях, направление отбора у Р-86, пол и взаимодействия направления отбора и пола у Кантон-С. У последней достоверны также взаимодействие  $\gamma$ -облучения и направления отбора и взаимодействие кратности и направления отбора.

Влияние взаимодействия направления отбора и пола оказалось существенным у линии Кантон-С. Чтобы выяснить, как пол связан с эффективностью отбора, при помощи критерия знаков сравнивались эффекты отбора у самок и самцов. При плюснаправленном отборе различия между полами отсутствуют. При сравнении эффекта минуснаправленного отбора у мух разного пола оказалось, что у самок отбор эффективнее ( $P=0,05$ ). Так как у линии Кантон-С достоверным оказался и фактор пола, то становится понятным, что достоверность влияния пола и взаимодействия пола и направления отбора обусловлены разным поведением полов в минуснаправленном отборе.

Вернемся к явлению неравномерных ответов на отбор в плюс и минус направлениях у линии Р-86. Такая асимметрия ответной реакции может быть правильно понята только при учете взаимодействия искусственного и естественного отборов

и сложного взаимодействия генотипа с внешней средой. Можно предположить, что асимметрия в нашем эксперименте обусловлена действием естественного отбора и инбредной депрессии. Последнее тем более вероятно, что асимметрия наблюдается в высокочувствительной линии Р-86. Средние ответы на отбор в разных направлениях (рис. 4) показывают, что реакция на отбор в двух направлениях имеет четко выраженную картину асимметрии, т.е. кривая, отражающая эффекты минуснаправленного отбора имеет более резкий угол наклона по сравнению с плюснаправленным отбором.

Обратимся к эффекту кратности отбора, который оказался достоверным у обеих линий ( $P=0,01$ ). Так как эффект кратности отбора имеет несколько градаций, то необходимо подробнее исследовать влияние всех их на эффект отбора и выяснить, зависит этот эффект от некоторых или всех поколений. Как уже отмечалось, для дисперсионного анализа были взяты данные двадцати поколений линии Р-86 и тридцати поколений линии Кантон-С, т.е. у линии Р-86 был проведен девятикратный отбор, а у линии Кантон-С — тринадцатикратный. На основе этих повторностей были вычислены коэффициенты прямолинейной регрессии для обеих линий (рис. 5). Для Кантон-С на рис. 5Б нанесены две кривые регрессии для девяти- и тринадцатикратного отборов соответственно. Хотя у Кантон-С (рис. 5Б) угол наклона линий регрессии больше, чем у Р-86 (рис. 5А), достоверной разницы между ними нет. При расчете криволинейной регрессии методом интерации для нахождения параметров уравнения  $y = A/I - e^{-kx}$  было найдено, что линии не различаются в конечных ответах на отбор; для линии Р-86  $A=8,29$ , а для линии Кантон-С  $A=8,32$ . Однако линии имеют разные значения  $k$  — для Кантон-С  $k=0,23$ , а для Р-86  $k=0,13$ . Это означает, что они различаются в реакциях на отбор в первых поколениях, а именно, в линии Кантон-С реакция интенсивнее, чем в Р-86. Линии криволинейной регрессии, приведенные также на Рис.5, к концу опыта не достигают предела (8,29 и 8,32). На основе этого можно считать, что каждая кратность отбора име-

ет значение, т.е. отбор дает результаты каждый раз, а линии, различающиеся по мутабельности, оказались сходными в конечных ответах на отбор.

В большинстве экспериментов по отбору количественных признаков на дрозофиле, имеющей инбредную систему скрещивания (Zelleny, 1922; Zelleny, Matoon, 1915), доказано, что отбор результативен в первые поколения инбридинга. Однако позже (Rasmuson, 1949; 1952) было установлено, что он дает результаты и в дальнейшем. Так или иначе, в каком-то поколении отбор достигает границы, после которой он вообще не дает или дает очень слабый эффект. При инбридинге эта граница достигается быстрее. Исходя из гипотезы гомозиготизации, эффект отбора должен затухать при высоких степенях инбридинга и тем самым должна уменьшаться изменчивость.

Известно также, что чем более гетерогенна популяция, тем эффективнее искусственный отбор. К.-И.Койима и Т.Келлерхер (Kojima, Kelleher, 1963), селектируя *D.pseudoobscura* по откладке яиц, обнаружили, что эффективность отбора при гибридизации в 4 раза повышается. Такая гибридная популяция дает в  $F_1$  расщепление и тем самым увеличивается генотипическое варьирование (Band, 1964), а в это время отбор дает следующий сдвиг (Wallace, Wektukhiv, 1955). При полном использовании генотипической изменчивости отбор затухает и тогда нужен дополнительный источник изменчивости. Первые работы (Серебровская, 1935; Рокицкий, 1936) в этой области не дали ожидаемого эффекта и авторы высказали мнение, что ионизирующее облучение не вызывает заметного увеличения изменчивости стерноплеуральных щетинок. Начиная с 50-х годов (Clayton, Robertson, 1955; Scossiroli, Scossiroli, 1959; Рокицкий, 1959) появляются данные о влиянии облучения на количественные признаки с целью увеличения эффективности отбора.

Рассматривая вопрос о достоверном эффекте отбора, мы пришли к выводу, что отбор дает результаты каждый раз, а также, что при отборе в ряде случаев достигается потолок.

Эти выводы кажутся противоречивыми. В действительности противоречия нет. Для выяснения этого вопроса были построены графики по суммарным ответам на отбор с облучением и без облучения (рис. 6, 7), на основе которых можно сделать вывод, что суммарные ответы на отбор в облученных группах выше, чем в необлученных (доказано уже ранее), и что отбор в необлученных группах после наступления потолка замедляется, а облученные группы продолжают отвечать на отбор и в дальнейшем.

Так как ранее при анализе кратности отбора мы не разделяли облученные и необлученные группы, то к выводу, что отбор дает результаты каждый раз, нужно добавить, что они ведут себя по-разному. Например, в линии Кантон-С (рис. 7) начиная с девятой кратности отбора наблюдается тенденция к уменьшению его эффективности, в то время как в облученных группах с этого момента эффект отбора вновь увеличивается. Этот вторичный подъем, вероятно, является следствием использования отбором индуцированной мутационной изменчивости.

На основе сказанного можно предположить, что воздействие  $\gamma$ -облучения увеличивало мутационную изменчивость по длине крыла и что полученные новые мутации или комбинации наследственного материала удалось использовать при отборе, особенно в последних поколениях.

#### Отбор в условиях пониженной температуры

Анализируя эффект отбора в условиях пониженной температуры, необходимо учитывать следующее:

1. Можно предположить, что низкая температура, изменяя выражение признака - увеличивая длину крыла, возможно, создает оптимальные условия для проявления соответствующих генотипов и тем самым влияет на эффективность отбора.

2. При пониженной температуре у дрозофилы замедляется мутационный процесс, что может быть причиной пониженной эффективности отбора в необлученных сублиниях.
3. Низкая температура может модифицировать генетический эффект радиации и тем самым изменять эффективность отбора в облученных сублиниях.

Исходя из этих положений, в нашей работе исследовалось модифицирующее влияние температуры на эффективность отбора. В соответствии с описанной методикой и изученной нами зависимостью между размерами крыла и температурой развития мух, часть сублиний в обеих линиях выращивалась в условиях пониженной температуры ( $20^{\circ}$ ). К сожалению, уже в самом начале опыта погибли группы М-20 и К-20, что исключает возможность применения прямого анализа (использовали косвенный метод через К-25).

Для сравнения результатов отбора, проведенного в условиях  $20^{\circ}$  и  $25^{\circ}$ , были использованы два метода. У групп П-25, ПО-20 и П-20 были найдены коэффициенты прямолинейной регрессии, которые сравнивались между собой ( $t$ -тест). При сравнении плюснаправленного отбора, проводимого в условиях  $20^{\circ}$  с воздействием  $\gamma$ -облучения, с отбором без облучения достоверной разницы между ними не обнаружено. Также не найдено различий между группами по эффективности отбора, проведенного при  $20^{\circ}$  и  $25^{\circ}$  в плюс направлении (группы П-25 и ПО-20,  $t = 1,34$ ). Различия между группами минуснаправленного отбора (МО-20 и МО-25) изучались двухфакторным дисперсионным анализом по факторам температура и пол, достоверного влияния которых обнаружить не удалось.

Таковыми же способами, как у линии Р-86, было проверено действие пониженной температуры и у линии Кантон-С, однако достоверного влияния температуры на эффективность отбора доказать не удалось.

### Варьирование длины крыла в ходе эксперимента

Исследование характера варьирования длины крыла в исходных линиях и в ходе отбора может пролить свет на причины высокой или низкой эффективности отбора в различных сублиниях и разных поколениях одной и той же сублинии. В связи с этим представляло интерес проследить динамику фенотипической изменчивости в различных сублиниях.

Фенотипическая изменчивость характеризовалась с помощью коэффициентов варьирования. Они были сгруппированы и подвергнуты четырехфакторному дисперсионному анализу по факторам:  $\gamma$ -облучение, кратность отбора, направление отбора и пол.

Анализ показал, что  $\gamma$ -облучение не влияет достоверно на изменчивость ни в линии Кантон-С, ни в Р-86, хотя в последнем случае его действие как будто более заметно. Однако на основании этих данных мы еще не можем сделать вывода, что нужные нам мутации под влиянием  $\gamma$ -облучения не возникают. Как показывают вычисления, величина  $\delta$  или  $\psi$  может реально не изменяться в том случае, если мутации возникают в небольшом количестве.

В наших опытах процесс эффективного отбора в облученных сублиниях продолжался в течение всего опыта, а это позволяет заключить, что отбор в значительной части своего действия основывается не на первоначальной, а на индуцированной мутационной изменчивости.

Влияние кратностей отбора на фенотипическую изменчивость у обеих линий достоверно ( $P = 0,01$ ). Поскольку кратность имеет несколько градаций, то нужно установить, равноценны ли они. Для этого на основе суммарных коэффициентов варьирования по поколениям был построен график (рис.8). Для обеих линий характерно понижение уровня варьирования после первого отбора, а затем медленное повышение. Однако в линии Кантон-С колебания коэффициента варьирования (рис.8Б)

более резко и даже трудно определить тип кривой, который подходит к экспериментальным точкам. В целом же можно сделать вывод, что линия Кантон-С более изменчива по длине крыла, чем Р-86 ( $P = 0,01$ ). С этим фактом, очевидно, можно связать и большую эффективность отбора в этой линии.

Направление отбора также влияет на изменчивость длины крыла. Коэффициенты варьирования в случае минуснаправленного отбора у обеих линий выше, нежели при отборе в плюс направлении, что могло послужить причиной асимметрии эффективности отбора в линии Р-86.

Кроме того, самцы по длине крыла оказываются более изменчивыми, чем самки. Следует отметить, что достоверным оказались взаимодействие  $\gamma$ -облучения и кратностей отбора у обеих линий и взаимодействие направления и кратностей отбора у линии Р-86. Взаимодействие  $\gamma$ -облучения и кратности отбора выявляется лишь в некоторых поколениях. Анализ суммарных коэффициентов варьирования по парам (облученные и необлученные) показывает, что у линии Р-86 в шести случаях из девяти облученные группы имеют коэффициенты варьирования выше, чем необлученные, а у линии Кантон-С в семи случаях из тринадцати. Так как в данном случае облучение не имело достоверного значения, а отбор давал результаты постоянно, то во взаимодействии  $\gamma$ -облучения и кратностей отбора нужно искать скрытое действие

$\gamma$ -облучения, за счет которого, вероятно, и произошло повышение изменчивости, на основе которого отбор в дальнейшем был эффективен. Достоверность взаимодействия кратности отбора и направления у линии Р-86 наглядно демонстрируется, если построить кривые на основе суммарных коэффициентов варьирования в разных поколениях. Как видно из рис. 9, кривая коэффициентов варьирования при отборе в минус направлении выше, чем в плюс направлении, причем в первом случае варьирование имеет тенденцию к увеличению в последних поколениях. Это может служить одной из причин вышепоказанной асимметрии у линии Р-86, так как больший размах изменчивости

может обеспечить наряду с другими причинами более эффективный отбор в этом направлении.

Если вернуться к динамике эффекта отбора и фенотипической изменчивости в поколениях, то можно заметить, что кривые эффективности отбора и коэффициентов изменчивости, если их нанести на один график, образуют своеобразные "ножницы" (рис. 10). В первых поколениях повышение эффективности отбора сопровождается уменьшением изменчивости, в дальнейшем, с затуханием отбора варьирование несколько увеличивается. Это явление свидетельствует о наличии определенной связи между изменчивостью длины крыла и эффективностью отбора. Кроме того, как уже говорилось, в более изменчивой линии Кантон-С эффективность отбора выше, чем в менее изменчивой линии Р-86. Также при отборе в минус направлении, где изменчивость выше, выше и эффективность отбора, по крайней мере, в линии Р-86. В то же время коэффициенты изменчивости длины крыла у самцов в целом выше, чем у самок, но эффективность отбора в минус направлении у самок Кантон-С выше, нежели у самцов. Таким образом, высокая изменчивость признака не обязательно сопровождается усилением эффективности отбора.

Следовательно, кроме фенотипической изменчивости, эффективность отбора зависит и от многих других причин: исходной генотипической гетерозиготности линий, индуцированной мутационной изменчивости, величины самого признака, чувствительности линии к разнообразным факторам, условий развития и т.п.

### Наследуемость и эффекты отбора

Для определения наследуемости существует целый ряд методов (Плохинский, 1964). Представляет интерес проследить один частный случай — случай внутриклассовой корреляции, которую, по Фишеру, можно понимать как ту долю общей дисперсии, которая обусловлена разнообразием внутри классов (градаций).

Коэффициенты внутрикласовой корреляции в нашей работе рассчитывались для первого, пятого, десятого, пятнадцатого и двадцатого поколений. Полученные данные представлены в табл. 4, которая наглядно подтверждает некоторые ранее сделанные выводы.

Во-первых, так как в данном случае эти коэффициенты отражают общий размах изменчивости данной линии в указанном поколении, а эффект отбора находится в полной зависимости от генотипического варьирования отбираемого материала, то увеличение коэффициентов внутрикласовой корреляции отражает и результаты отбора.

Т а б л и ц а    4

Изменение коэффициентов внутрикласовой корреляции в различных поколениях отбора

Линия	П о к о л е н и е				
	I	5	10	15	20
Кантон-С	0,465	0,930	0,942	0,919	0,932
Р-86	0,206	0,755	0,731	0,812	0,887

Как видно из табл. 4, эти коэффициенты, отражающие результаты отбора, у линии Кантон-С выше, чем у линии Р-86.

Во-вторых, поскольку эти коэффициенты отражают результаты отбора, то скорость их изменения должна отражать интенсивность реакции на отбор. Из табл. 4 видно, что у линии Кантон-С до десятого поколения отбор очень эффективен, а после этого реакция затухает. Это подтверждает сделанный ранее вывод, что у данной линии "плато" достигается в 10-13-ом поколении.

У линии Р-86 увеличение коэффициентов, т.е. реакция на отбор, продолжается до 20-го поколения, что полностью согласуется с вышесказанным о линии Р-86.

В заключение следует еще раз подчеркнуть целесообраз-

ность и важность, возможно, более разностороннего анализа эффективности отбора. Проведение отбора в разных направлениях с использованием индуцированной мутационной изменчивости у линий, различающихся по мутабельности, величине признака и его изменчивости, позволяет ответить на вопрос о наличии или отсутствии связи между эффективностью отбора, изменчивостью и мутабельностью, о возможных причинах асимметрии в ответах на отбор. Сравнительное изучение отбора у особей разных полов с одновременным анализом их изменчивости также дает возможность не только установить факт разной эффективности отбора у самцов и самок, но и попытаться представить причины этого явления.

Все это вместе взятое позволяет приблизиться к пониманию механизмов действия отбора, а следовательно, и дает возможность в отдельных случаях прогнозировать его эффективность.

## ВЫВОДЫ

1. В линиях *Drosophila melanogaster* Кантон-С, Р-86 и Инземцево установлена связь между длиной крыла мух и температурой их развития в пределах 15,0–27,5<sup>0</sup>С. При повышении температуры до определенной точки (17,5–20,0) наблюдается удлинение крыла. Дальнейшее повышение температуры сопровождается укорочением крыла. Длина крыла минимальна при 27,5<sup>0</sup>.

2. Межлинейные различия по длине крыла зависят от температуры развития дрозофилы. Различия минимальны в пределах температур 25,0–27,5<sup>0</sup> и наиболее существенны при 17,5–20,0<sup>0</sup>. У самок при всех температурах развития крыло длиннее, чем у самцов. Характер влияния температуры развития на длину крыла у самок и самцов одинаков.

3. В линиях Кантон-С и Р-86, подвергавшихся отбору, эффект отбора по длине крыла в первых поколениях относительно высок, а затем затухает. У линии Кантон-С это затухание достигается несколько быстрее, в пределах 10-13 поколений, у линии Р-86 позже, в 15-20 поколениях и только в сублиниях, подвергавшихся отбору в минус направлении. Динамика эффекта отбора в поколениях коррелирует с наследуемостью признака, рассчитанной методом внутриклассовой корреляции.

4. В облученных сублиниях отбор как на удлинение, так и на укорочение крыла более эффективен, особенно в последних поколениях, что указывает на использование при отборе индуцированной  $\gamma$ -лучами изменчивости.

5. Линии различаются в ответах на отбор. В линии Р-86 имеет место асимметрия, проявляющаяся в том, что эффект отбора в минус направлении значительно выше, чем в плюс направлении. В линии Кантон-С такая асимметрия отсутствует и в целом в ней отбор эффективнее, чем в Р-86.

6. В линии Кантон-С, в отличие от Р-86, особи разного пола ведут себя по-разному в зависимости от направления отбора: при отборе в минус направлении эффект отбора у самок значительно выше, чем у самцов.

7. Установлены межлинейные различия и различия по полу в изменчивости длины крыла. Коэффициенты варьирования в линии Кантон-С выше, чем в линии Р-86. В пределах линии изменчивость длины крыла у самцов выше, нежели у самок.

8. В обеих линиях после первого отбора наблюдается падение уровня варьирования, а затем происходит медленное повышение фенотипической изменчивости. Коэффициенты изменчивости при отборе на укорочение крыла выше, нежели при отборе на удлинение крыла.

9. Связь между фенотипической изменчивостью признака и эффектом отбора не является однозначной: при учете линий в целом она положительна, для мух разных полов отсутствует или отрицательна.

10. Корреляции между мутабельностью изученных линий и эффектом отбора в них не наблюдается.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО  
МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

1. Сравнительное изучение зависимости размеров крыла *Drosophila melanogaster* от температурных условий развития. Изв. АН ЭССР. Биол. 1969, № 2, 149-153 (на русском языке, резюме на эстонском и английском языках).
2. Изучение процесса искусственного отбора при естественной и экспериментально вызванной  $\gamma$ -облучением изменчивости. Изв. АН ЭССР. Биол. 1970, № 1, 78-83 (на русском языке, резюме на эстонском и английском языках).
3. Отбор на длину крыла *Drosophila melanogaster* при разных температурных условиях развития на фоне естественной и  $\gamma$ -облучением индуцированной изменчивости. Изв. АН ЭССР. Биол., 1971, № 1, 53-61 (на русском языке, резюме на эстонском и английском языках).
4. Изменение вариации при отборе по количественным признакам. Изв. АН ЭССР. Биол., 1971, № 3, 262-268 (на русском языке, резюме на эстонском и английском языках).

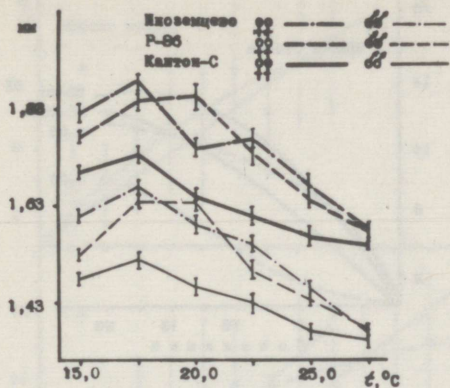


Рис. 1. Зависимость длины крыла самцов и самок разных линий дрозофилы от температуры развития.

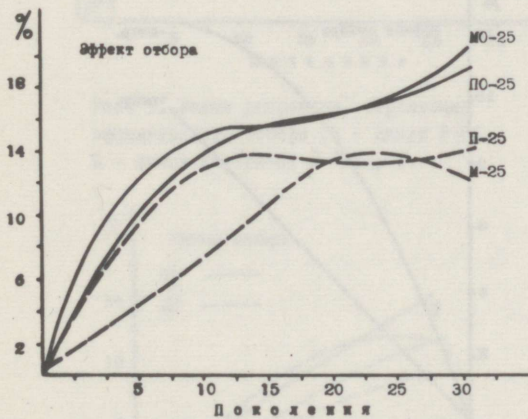


Рис. 2. Эффект отбора в разных поколениях у линии Кантон-С (без учета пола, по группам).

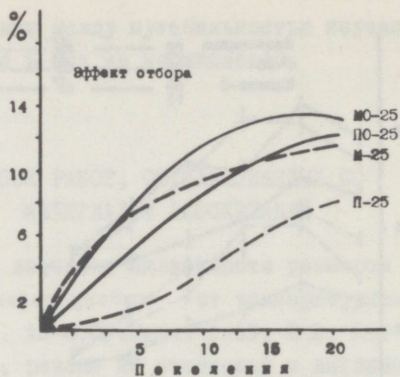


Рис. 3. Эффект отбора в разных поколениях у линии P-86 (без учета пола, по группам).

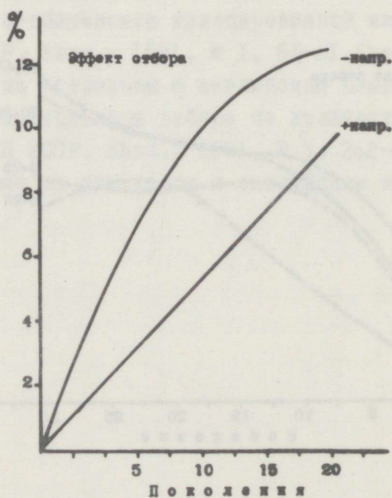


Рис. 4. Асимметрия ответов на отбор в плюс и минус направлении у линии P-86 (без учета пола).

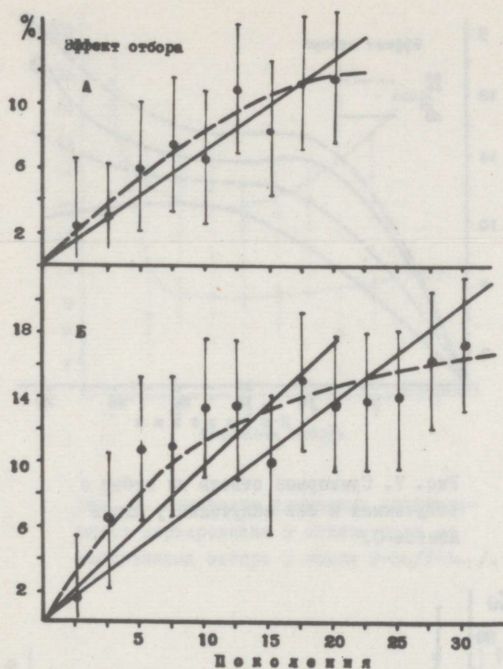


Рис. 5. Линии регрессии, отражающие эффективность отбора (А - линия Р-86, Б - линия Кантон-С;  $\bar{x} \pm 3m$ ).

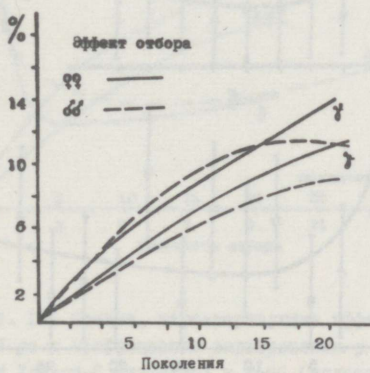


Рис. 6. Суммарные ответы на отбор с облучением и без облучения у линии Р-86.

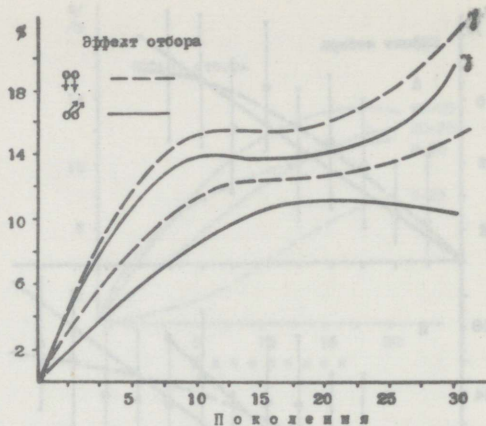


Рис. 7. Суммарные ответы на отбор с облучением и без облучения у линии Кантон-С.

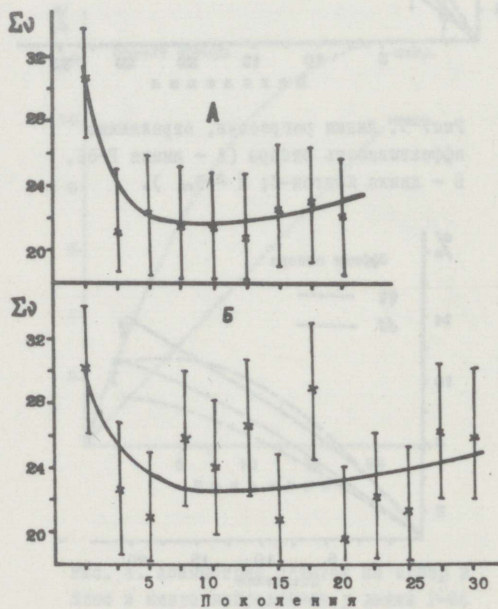


Рис. 8. Изменение суммарных коэффициентов варьирования по поколениям (А - линия Р-86, Б - линия Кантон-С;  $\bar{x} \pm 3m$ ).

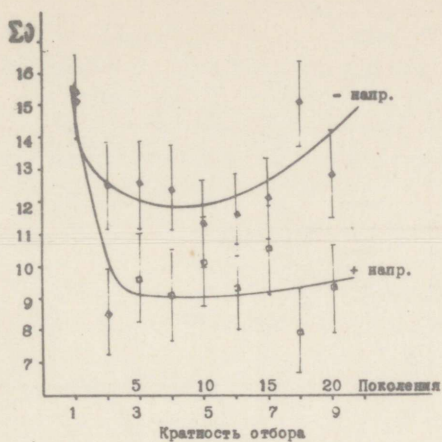


Рис. 9. Изменение суммарных коэффициентов варьирования в зависимости от направления отбора у линии P-86/ $\bar{x} \pm 3m$  /.

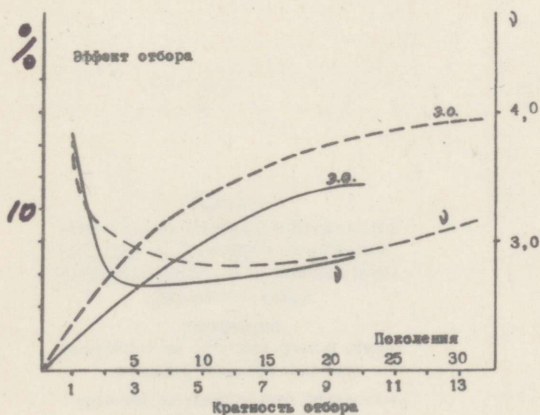


Рис. 10. Кривые, характеризующие эффекты отбора и коэффициенты варьирования у линий Кантов-С (пунктир) и P-86 (сплошная линия).



В.О.Каск

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОТБОРА ПО КОЛИЧЕСТВЕННЫМ  
ПРИЗНАКАМ У *DROSOPHILA MELANOGASTER*  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ИНДУЦИРОВАННОГО МУТА-  
ЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Тартуский государственный университет  
ЭССР, г.Тарту, ул.Кликооли, 18

Ротапринт ТГУ 1971. Подписано к печати 11/XI 1971 г.  
Печ. листов 1,75. Тираж 200 экз. Бумага 30x45.1/4.  
МВ 07631. Заказ № 948.

Бесплатно

Бесплатно

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00550541 9