

М. М. КАМШИЛОВ

### ОТБОР В ГЕТЕРОСПЕРМНОЙ ЛИНИИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 12 III 1948)

Изучение стерильности самок — потомков гетероспермных особей (<sup>1</sup>) — позволило обнаружить повышение стерильности, начиная с четвертого и вплоть до двенадцатого поколения инбридинга. Простейшее объяснение: резорбция дополнительных спермиев неродственной линии приводит к возникновению наследственных изменений, их гомозиготизация при последующем инбридинге вызывает повышение стерильности.

Прямым доказательством мутагенного эффекта гетероспермии должны явиться эксперименты по отбору. Большая эффективность отбора по какому-либо признаку в гетероспермной линии по сравнению с контрольной свидетельствовала бы в пользу гипотезы мутагенного эффекта гетероспермии.

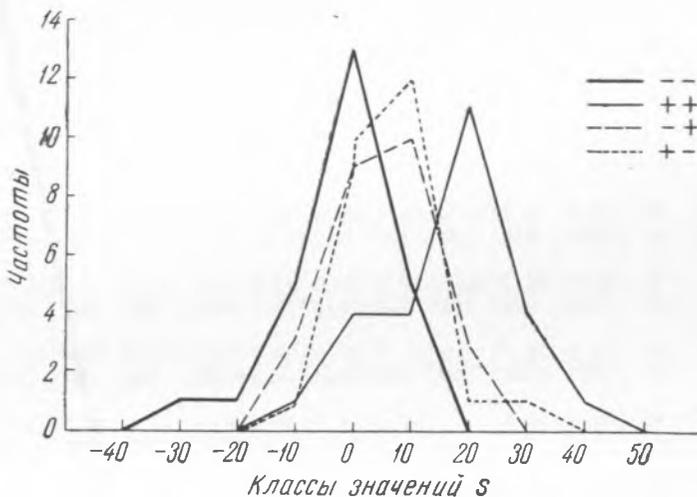


Рис. 1

В настоящем сообщении приведены результаты по отбору в течение 25 поколений в трех гетероспермных и в контрольной линиях *eyeless* у *Drosophila melanogaster*.

Материал исследования — тридцатое поколение инбридинга линии *eyeless*. В качестве второго самца использовались самцы инбредной дикой линии Берлин, прошедшей 35 поколений инбридинга. Организовано 4 линии: 1) самец и самка возникли в результате гетероспермии (обозначение ++); 2) самец и самка из контрольной линии *eyeless*

(— —); 3) самец гетероспермный, самка контрольная (— +); 4) самка гетероспермная, самец контрольный (+ —).

Селектируемый признак — высота окукливания на 9-й день со дня постановки култур. Вычислялся процент куколок, окуклившихся выше середины пробирки, по отношению к общему числу куколок, окуклившихся на стенках пробирки.

Метод отбора. Отбор в каждой из 4 линий проводился в двух направлениях: на максимальную и минимальную высоту окукливания. Ставилось, как правило, по 50 или по 25 култур каждого направления отбора, из которых в качестве родоначальников следующего поколения отбиралось 4 — 5 пробирок с максимальной (или соответственно минимальной) высотой окукливания. Самки скрещивались с самцами из той же пробирки. Все серии в каждом поколении ставились одновременно, культуры помещались на одну полку термостата, будучи тщательно перемешаны; подсчеты куколок также производились одновременно без предварительной разбивки на серии.

Результаты 25 поколений отбора представлены в табл. 1. *N* — общее число куколок во всех пробирках линии, *M* — процент личинок, закуклившихся выше середины пробирки в линиях плюс и минус.

Для того чтобы составить суждение об эффективности отбора, я использовал три способа сравнения гетероспермных и контрольной линий.

а) Изменчивость разницы *s* между плюс- и минус-сериями отбора по поколениям. Находилась разница *s* между высотой окукливания в противоположных сериях отбора для каждого поколения (т. е. из *M* серии плюс вычиталось *M* серии минус). Полученные величины *s* образовывали вариационный ряд.

		Поколения отбора		Серии											
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Отбор в направлении плюс	++	<i>M</i>	50,8	66,4	35,5	22,7	36,8	42,3	72,8	44,4	17,4	63,8	23,7	34,8	
		<i>N</i>	1748	861	180	189	1439	1327	1278	561	403	1206	674	1007	
	+—	<i>M</i>	48,6	58,5	43,2	32,7	36,0	43,6	61,3	56,6	23,0	58,7	35,1	43,0	
		<i>N</i>	1367	948	171	744	2121	1855	1405	781	587	901	327	1073	
Отбор в направлении минус	—+	<i>M</i>	50,8	58,7	37,0	32,0	42,0	38,7	51,4	55,0	19,8	52,5	16,7	33,3	
		<i>N</i>	1413	1058	324	809	2246	1985	883	533	580	794	353	940	
	— —	<i>M</i>	52,2	59,2	—	27,0	38,7	34,3	56,6	55,4	20,0	46,4	21,4	33,9	
		<i>N</i>	860	1138	82	682	2263	1296	1247	1097	471	1118	374	1107	
Отбор в направлении плюс	++	<i>M</i>	50,9	50,1	24,4	28,6	33,0	34,8	33,9	45,8	15,9	39,8	12,6	10,9	
		<i>N</i>	1872	1120	410	70	1010	1797	549	672	301	990	246	476	
	+—	<i>M</i>	44,0	53,4	12,9	20,8	38,5	47,2	51,1	47,8	15,3	62,3	31,0	33,1	
		<i>N</i>	1462	1129	247	293	2319	2345	837	916	274	1433	371	655	
Отбор в направлении минус	—+	<i>M</i>	50,4	49,3	42,4	27,3	36,1	29,6	50,4	45,6	20,3	63,3	25,1	19,9	
		<i>N</i>	1612	751	139	439	2190	1514	733	498	1110	1764	794	801	
	— —	<i>M</i>	46,0	64,1	—	25,8	35,9	44,6	57,6	46,1	27,9	69,4	20,8	24,8	
		<i>N</i>	2074	1139	179	877	2177	1920	498	599	908	1425	284	860	

В случае неэффективности отбора положительные и отрицательные варианты ряда значений  $s$  должны друг друга уравновешивать. Если отбор эффективен, разница между сериями плюс и минус должна быть сдвинута в положительном направлении. На рис. 1 изменчивость разницы в каждой из 4 линий изображена графически. Рисунок наглядно показывает, что в контроле разница между серией плюс и минус варьирует вокруг нулевого значения; в линии, где оба родителя были гетероспермными, вариационная кривая резко сдвинута в положительную сторону; в сериях, в которых гетероспермным был лишь один из родителей, вариационные кривые располагаются между контролем и линией с максимальной гетероспермией. Биометрические константы ( $M_s \pm m, \sigma$ ), приведенные в табл. 2, показывают, что в гетероспермных линиях отбор оказался эффективным, причем максимальная его эффективность наблюдается в линии, в которой оба исходных родителя были гетероспермными ( $M_s = 17,2 \pm 2,29$ ). В контрольной линии, напротив, отбор оказался совсем не действенным ( $M_s = -0,67 \pm 1,50$ ).

б) Вычисление коэффициента корреляции между разницей  $s$  и поколением отбора. В случае эффективности отбора между разницей  $s$  и поколениями, в которых эта разница регистрировалась, должна возникать положительная корреляция. Ее легко вычислить. Вычисление дало величины, представленные в табл. 3, из которой видно, что максимальный коэффициент корреляции наблюдается в линии, где оба родителя были гетероспермными. В контроле — полное отсутствие корреляции.

в) Вычисление скорости дивергенции  $v$ . При вычислении  $v$  я исходил из того, что при слабой наследственной изменчивости, в течение короткого времени, ход отбора может быть выражен простой

Таблица 1

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
48,1 1890	45,5 906	37,9 573	28,5 1957	25,1 2054	43,7 2550	45,2 3461	36,1 2125	43,6 2756	31,4 1861	43,1 1729	39,9 1441	36,1 1442
52,4 1966	48,9 1026	32,2 674	35,7 2147	30,8 2333	49,2 2339	48,0 3446	42,5 2591	48,8 2573	44,8 2219	41,8 1787	41,6 1696	30,3 1281
53,2 2251	44,5 827	30,4 774	31,3 1497	31,8 2489	42,1 2378	39,1 2750	44,8 1984	37,2 2686	28,0 1986	36,7 1330	34,1 1504	31,1 1580
54,2 2543	48,5 753	36,7 769	30,3 1679	24,3 1756	42,0 2342	36,3 2685	39,7 3162	37,6 1726	25,1 1771	35,9 1009	34,6 986	29,7 998
32,1 1487	22,4 281	9,9 563	14,0 1050	6,6 1079	16,9 1051	11,5 1144	13,1 872	14,1 944	12,1 1192	18,8 601	18,5 1138	14,2 803
52,2 2462	43,2 776	37,5 958	29,1 1860	33,1 1966	40,0 2443	43,0 3164	41,3 2064	44,6 1715	29,4 1737	28,0 949	35,0 928	36,4 1119
34,4 2160	29,1 594	19,0 846	27,3 1745	24,7 2046	37,9 2146	35,2 3341	27,5 2346	28,0 2764	25,2 2478	22,4 1291	35,3 1420	22,9 1732
54,7 2424	41,3 797	24,4 771	35,8 1718	28,9 1773	40,6 2075	33,1 2558	36,9 2236	45,2 3042	32,0 2095	31,3 1072	35,7 1233	33,3 1020

линейной зависимостью. Если через  $s$  обозначить разницу в проценте заукливания выше середины в линиях плюс и минус в поколении

Таблица 2

Линия $n$	$M_s \pm m$	$s$	Достоверность $M_s/m$
++ 25	$17,2 \pm 2,29$	11,2	7,50
+ - 25	$5,8 \pm 1,51$	7,4	3,85
- + 25	$5,7 \pm 1,51$	7,4	3,78
-- 24	$-0,67 \pm 1,50$	7,2	0,45

Таблица 3

Линия	Коэффициент корреляции
++	0,5875
+ -	0,0925
- +	0,2570
--	-0,0115

отбора  $i$ , а через  $m$  — число поколений отбора, то скорость дивергенции изобразится соотношением  $v = \sum_{i=1}^m \frac{s_i}{i} / m$ .

Так как  $s = M^+ - M^-$  выражается в мерах расстояния между дивергирующими линиями, а  $m$  — в поколениях, то величина  $v$  имеет размерность скорости. Это действительно скорость дивергенции.

Таблица 4

Линия	Скорость дивергенции $v$	Достоверность $v/m_v$
++	$1,582 \pm 0,377$	4,20
+ -	$1,070 \pm 0,439$	2,44
- +	$0,576 \pm 0,241$	2,40
--	$0,082 \pm 0,317$	0,904

В табл. 4 приведены данные по скорости дивергенции в изученных 4 линиях.

Снова максимальная скорость дивергенции обнаруживается в потомстве гетероспермных родителей, минимальная — в контроле. Серии, в которых лишь один из родителей произошел в итоге гетероспермии, располагаются в промежуток.

Исходя из того, что  $v$  представляет собой тангенс угла наклона прямой, характеризующей дивергенцию, к оси абсцисс, легко представить полученные соотношения графически, что и сделано на рис. 2. где по оси абсцисс отложены поколения отбора ( $m$ ), а по оси ординат — величина дивергенции между сериями плюс и минус.

На основании проведенного анализа экспериментов по отбору в гетероспермных и в контрольной линиях можно прийти к выводу: гетероспермия повышает наследственную неоднородность линии,

выступая как мутагенный фактор. С ее помощью удалось сделать эффективный отбор в инбредной линии.

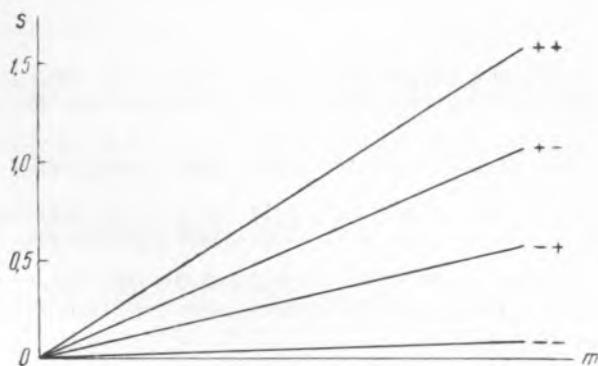


Рис. 2

Институт эволюционной морфологии  
им. А. Н. Северцова  
Академии Наук СССР

Поступило  
11 III 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

<sup>1</sup> М. М. Камшилов. ДАН, 57, № 6 (1947); 59, № 1, 1948.