

Janusz Maciejowski *, Jerzy Paleolog *, Stanisław Socha *, Grażyna Jezewska **

Skuteczność selekcji w różnych warunkach środowiskowych i trwałość zysków selekcyjnych na przykładzie doświadczeń prowadzonych na muszkach owocowych (*Drosophila*) i norkach (*Mustela vison*)

Streszczenie

Autorzy dokonali syntezy wyników otrzymanych w ciągu dziesięciu lat prac selekcyjnych prowadzonych na *Drosophila* i norkach, konfrontując je z wynikami innych badaczy. Najwięcej uwagi poświęcono masie ciała i plenności oraz dynamicznie ujętym interakcjom genetyczno-środowiskowym. W szczególności próbowano odpowiedzieć na następujące pytania: jaka jest skuteczność selekcji w zależności od środowiska i jak trwałe są zyski selekcyjne po zaniechaniu selekcji lub zmianie środowiska; w jaki sposób realizuje się współdziałanie selekcji naturalnej i sztucznej oraz czy selekcja na te same cechy preferuje takie same genotypy. Na tym tle usiłowano przeanalizować rozbieżności pomiędzy wynikami różnych doświadczeń selekcyjnych wprowadzając uogólnienia i wnioski dla przyszłych eksperymentów.

Selekcja jest najbardziej skutecznym czynnikiem, zmieniającym strukturę genetyczną populacji. Jej rola w ewolucji gatunków została przekonująco udowodniona przez Darwina i szczegółowo zinterpretowana przez licznych jego następców, po ponownym odkryciu praw Mendla oraz po sformułowaniu prawa Hardy'ego i Weinberga, dającego początek genetyce populacji. Selekcja jest jednak nie tylko motorem napędowym naturalnej ewo-

* Instytut Biologicznych Podstaw Produkcji Zwierzęcej. AR Lublin.

** Zakład Genetyki Instytutu Biologii Stosowanej. WSR-P Siedlce.

lucji gatunków, stanowi ona również skuteczne narzędzie pracy hodowlanej w doskonaleniu roślin i zwierząt przystosowanych przez człowieka do uprawy bądź chowu użytkowego.

Selekcja sztuczna stosowana była wprawdzie jako metoda hodowlana od zarania hodowli, dopiero jednak pełne uświadomienie jej roli i mechanizmów spowodowało bliższe nią zainteresowanie, w celu optymalizacji skutków jej działania. Hodowca jest zainteresowany takim przekształceniem struktury genetycznej populacji utrzymywanych przez siebie zwierząt, aby w określonych warunkach środowiskowych otrzymać w sposób najbardziej ekonomiczny maksymalne ilości produktów, dla których zwierzęta są utrzymywane.

Na przestrzeni ostatnich kilku dziesiątków lat przeprowadzono ogromną liczbę różnorodnych doświadczeń selekcyjnych, zmierzających do wyjaśnienia mechanizmów działania selekcji, oddziaływania selekcji na populację w różnych warunkach środowiskowych, stosowania rozmaitych kryteriów wyboru, podatności na selekcję różnych cech czy wreszcie trwałości osiągniętych zysków selekcyjnych. Uzyskiwane wyniki tych doświadczeń były często krańcowo rozbieżne. Stosowanie identycznych metod selekcji przynosi często ogromnie zróżnicowane skutki. Jedną z przyczyn takiego stanu rzeczy jest trudność ujednoczenia warunków środowiskowych, w których utrzymywane są kolejne pokolenia selekcjonowanej populacji. Mechanizmy działania selekcji są wciąż jeszcze dalekie od ich pełnego poznania, a w związku z tym podejmowane próby sterowania tymi mechanizmami nie zawsze przynoszą zamierzone efekty.

Na podstawie kilku doświadczeń selekcyjnych, przeprowadzonych głównie na muszce owocowej *Drosophila*, których wyniki zostały odrębnie opublikowane (Lorkiewicz, Paleolog - 1979; Paleolog 1983, 1984, 1987 ab; Paleolog - w druku; Socha 1983, 1984; Socha - w druku), autorzy chcieliby dokonać pewnej syntezy uzyskanych wyników. Za szczególnie interesujące uznano próbę udzielenia odpowiedzi na następujące pytania:

1. Jak wpływają różne środowiska na skuteczność selekcji tych samych cech, którą prowadzono tymi samymi metodami?
2. Jak trwałe są zyski selekcyjne po zaniechaniu selekcji lub po zmianie środowiska?

3. Czy selekcja na te same cechy preferuje zawsze te same geny?

4. Czy selekcja naturalna może zniekształcać wyniki selekcji sztucznej.

5. Jakie są źródła rozbieżności wyników doświadczeń selekcyjnych przy selekcji na tę samą cechę?

Doświadczenia wykonywane były w dwóch ośrodkach - w Zakładzie Genetyki i Hodowli Zwierząt Drobnych AR w Lublinie oraz w Zakładzie Genetyki WSR-P w Siedlcach. Obiektem doświadczalnym w obydwu ośrodkach była muszka *Drosophila* typu dzikiego. Część doświadczeń wykonano również na norkach typu standard (Maciejowski, Jeżewska 1976, 1982, 1983).

Szczegółowy opis postępowania selekcyjnego został podany w opublikowanych pracach. Warto jedynie zaznaczyć, że cechą selekcionowaną w pierwszym zakładzie była plenność owadów, natomiast w drugim - ich masa ciała. Selekcjonując na plenność rejestrowano jednocześnie masę ciała, natomiast w przypadku selekcji na masę ciała notowano plenność w celu uchwycenia ewentualnych zależności między cechą będącą przedmiotem selekcji, a cechą, która mogła reagować na tak prowadzony wybór w wyniku skorelowania obydwu właściwości.

Doświadczenia selekcyjne na plenność prowadzono w dwóch różnych środowiskach, określonych jako korzystne i niekorzystne. Po długotrwałej selekcji (32 pokolenia) zmieniono środowiska, przenosząc selekcjonowane dotąd owady z korzystnego do niekorzystnego i odwrotnie. W doświadczeniu tym krzyżowano również wyselekcjonowane linie z jednolitymi genetycznie rodzinami wsobnymi w celu sprawdzenia genotypów poszczególnych linii na jednakowym tle genetycznym. Wyselekcjonowane w różnych środowiskach linie poddawano również stresom termicznym sprawdzając reakcje na podstawie ekspresji cechy będącej przedmiotem selekcji.

W selekcji na masę ciała stosowano wybór przeciwny. Część linii selekcjonowano na wysoką masę ciała, a część na niską. W obydwu kierunkach selekcji stosowano dwie metody wyboru owadów - indywidualną i rodzinną. Selekcja trwająca łącznie ponad 60 pokoleń była trzykrotnie przerywana. W czasie przerw przez okres 5 pokoleń wybór par rodzicielskich dokonywany był losowo.

W selekcji nerek wyodrębniono dwie grupy, z których jedną była jednostronnie selekcjonowana na masę ciała, druga zaś na plenność. W obydwu

grupach obserwowano poziom innych ważnych użytkowo cech, chociaż nie stanowiły one kryterium wyboru zwierząt na rodziców przyszłego pokolenia.

Mimo różnych obiektów badawczych i zróżnicowanych metod postępowania uzyskane wyniki i obserwacje dają się uogólnić i upoważniają autorów do przedstawienia pewnych własnych koncepcji dotyczących selekcji. Zostaną one podane w formie odpowiedzi na wcześniej postawione pytania. Obok własnych wyników zostaną tu również przedstawione rezultaty badań selekcyjnych innych autorów, o ile wiążą się tematycznie z poruszonymi zagadnieniami.

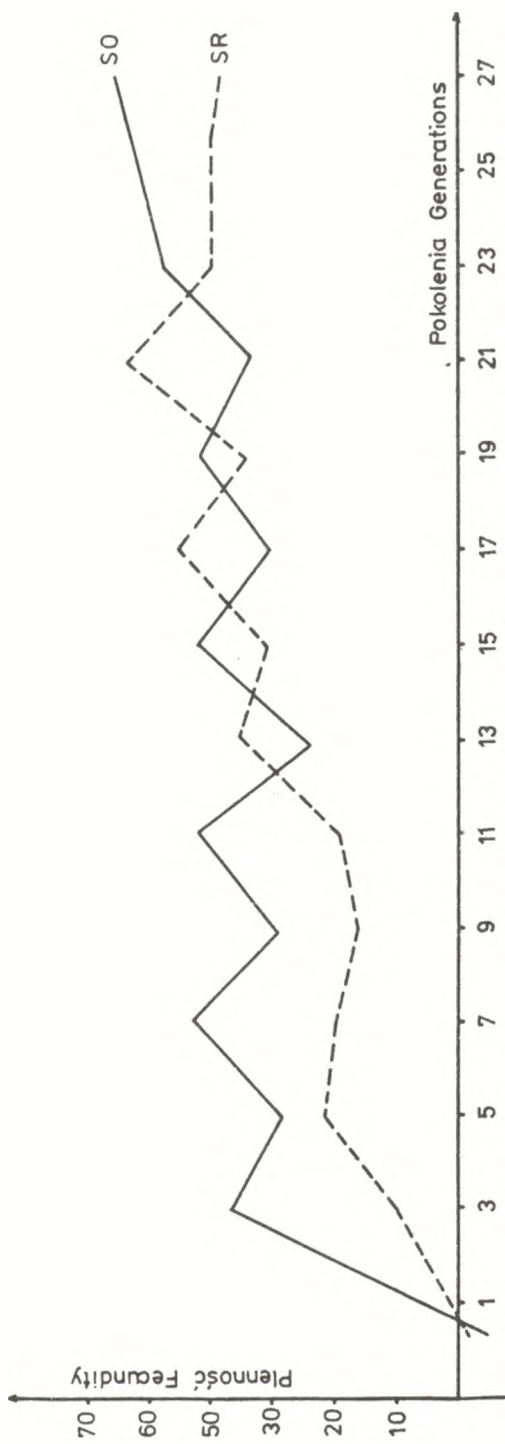
WYNIKI I DYSKUSJA

Wpływ różnych środowisk na skuteczność selekcji

Pełne wyrównanie warunków środowiskowych dla zwierząt doświadczalnych jest praktycznie nieosiągalne. Znormalizowanie podstawowych czynników środowiskowych nie wyklucza możliwości oddziaływania wielu innych, pozostających poza kontrolą eksperymentatora i często przez niego nie zauważanych. Te, zwykle traktowane jako uboczne, czynniki mogą w istotny sposób zmieniać preferencje poszczególnych genów w selekcionowanych populacjach.

Selekcja na plenność muszki owocowej była prowadzona w dwóch różnych środowiskach, określonych w doświadczeniu jako korzystne i niekorzystne. Mimo niewielkiej możliwości dziedziczenia tej cechy, co stwierdzono u różnych gatunków (Lerner 1969), selekcja okazała się skuteczna w obydwu środowiskach, z tym jednak, że w warunkach korzystnych niemal cały postęp został osiągnięty w kilku pierwszych pokoleniach, podczas gdy w środowisku niekorzystnym plenność wzrastała nieznacznie, ale bardziej systematycznie, osiągając ostatecznie poziom zbliżony do plenności owadów ze środowiska korzystnego (ryc. 1).

Wyniki tego doświadczenia wskazują nie tylko na niejednakową reakcję na selekcję w dwóch różnych środowiskach, ale również na względność określeń korzystne i niekorzystne. Szybciej osiągnięty postęp hodowlany w śro-



Ryc. 1. Średnia plenność muszek w liniach selekcyjowanych na zwiększoną plenność w środowisku korzystnym (S0) jak i niekorzystnym (SR) - wyrażona jako odchylenie od linii kontrolnych

Fig. 1. Mean fecundity of the flies originating from the lines selected for high fecundity under both beneficial (S0) and restricted (RE) environmental conditions - expressed as deviations from control lines

dowisku określonym jako "korzystne" wskazuje, że umieszczone w nim owady znacznie łatwiej zaspokajały swoje potrzeby życiowe i w związku z tym okres adaptacji populacji do warunków środowiskowych był krótki, o czym świadczy szybka reakcja na prowadzoną selekcję. W środowisku niekorzystnym populacja wymagała kilku pokoleń, aby "dostroić się" do środowiska i pozytywna reakcja na selekcję przyszła znacznie później, ale trwała znacznie dłużej.

Nie ulega wątpliwości, że te niejednakowe wyniki doświadczenia zostały uwarunkowane pierwotnie zróżnicowanymi warunkami środowiskowymi. One jednak stały się jedynie siłą sprawczą uruchomionych dalszych mechanizmów, z których przede wszystkim trzeba wymienić niejednakowe preferencje genowe w obydwu selekcionowanych populacjach, a także niejednakowe oddziaływanie selekcji naturalnej. Do tych problemów wrócimy jeszcze w dalszych podrozdziałach. Tu warto jedynie podkreślić, że określenie "korzystny" - "niekorzystny" w świetle uzyskanych wyników staje się wątpliwe, o czym przekonuje nas osiągnięty wynik końcowy niemal identyczny dla obydwu środowisk.

Uzyskane wyniki w omawianym doświadczeniu są zgodne lub przynajmniej podobne do wyników licznych autorów, ale równie często zaprzeczają rezultatom innych doświadczeń. Na tym tle od dawna prowadzony jest wśród hodowców zwierząt spór o to - w jakich warunkach selekcja jest najbardziej efektywna. Wielu autorów jest zdania (Hetzel i Nicholas, 1982; Kramerer i Young, 1983; Hammond 1951), że selekcja winna być prowadzona w warunkach optymalnych, albowiem jedynie wówczas genotypy są w stanie przejawić swą najwyższą ekspresję. Nie brak jednak i poglądów przeciwnych, wskazujących na celowość prowadzenia selekcji w warunkach gorszych niż te, w jakich zwierzęta będą użytkowane (Bohren i wsp., 1981; Parker i Bhati, 1982; Hardin i Bell, 1967; Falconer 1952). Zagadnienie to jest ściśle związane z utrzymaniem lub utratą zysków genetycznych po zaniechaniu selekcji lub po przeniesieniu selekcionowanych populacji z jednego środowiska do innego.

Trwałość zysków selekcyjnych

Gdyby cecha ilościowa, będąca przedmiotem selekcji, była uwarunkowana wyłącznie genami polimerycznymi, o w pełni aktywnym działaniu, wówczas teoretycznie rzecz ujmując należałoby się spodziewać, że zaniechanie selekcji (przy pozostawieniu populacji w tych samych warunkach) nie powinno spowodować obniżenia poziomu cechy. Przy zmianie środowisk należałoby oczekiwać, że populacja przeniesiona z warunków gorszych do lepszych powinna, na skutek większej możliwości ekspresji genów, wykazać się pewnym podwyższeniem wartości cechy. Obniżenia tego poziomu należałoby oczekiwać przy przeniesieniu populacji z warunków lepszych do gorszych. Wyniki doświadczeń selekcyjnych korygują bardzo często te wyidealizowane oczekiwania.

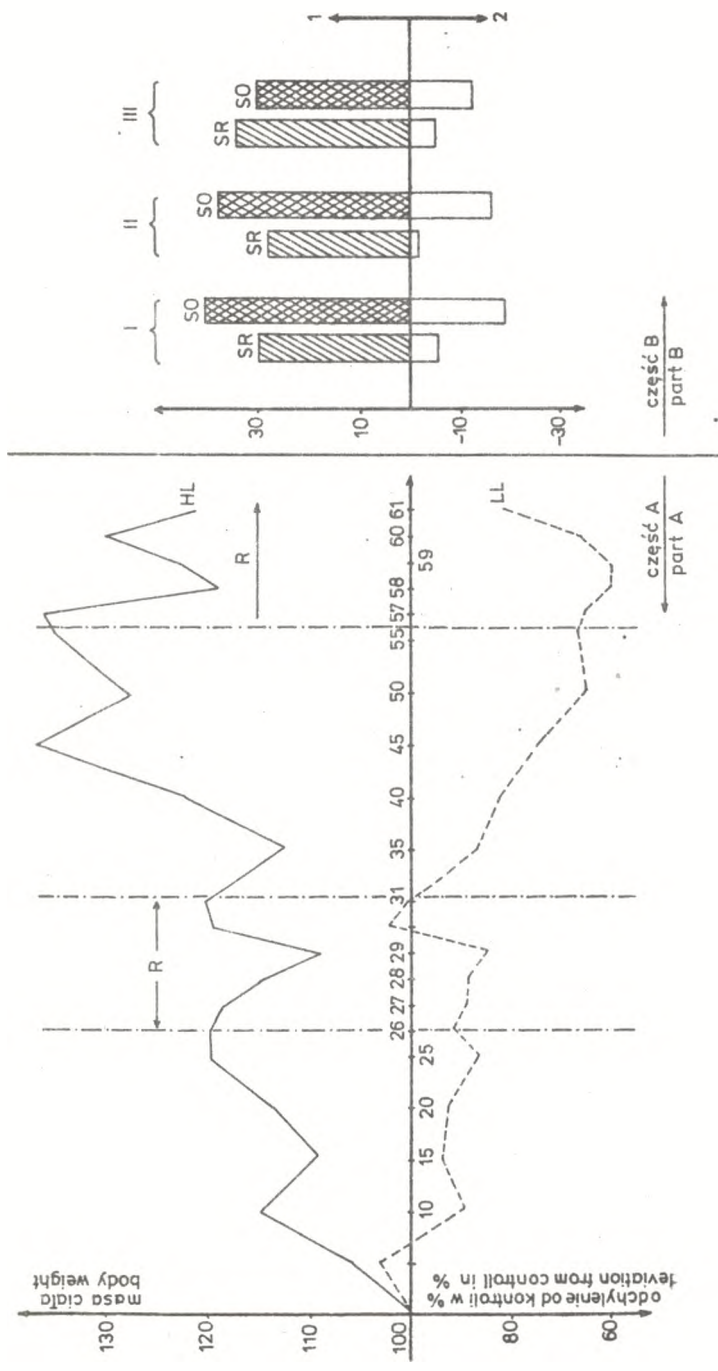
Zagadnienie to ma nie tylko aspekt teoretyczny. Jest również ogromnie ważne z punktu widzenia praktycznej hodowli. Transakcja kupna-sprzedaży zwierząt hodowlanych oznacza przeniesienie zakupionych zwierząt do innego środowiska. Nabywca łączy z zakupem dobrych zwierząt hodowlanych nadzieje na genetyczną poprawę swojego stada, natomiast nierzadkie są przypadki, że zakupione zwierzę w nowych warunkach środowiskowych nie dorównuje poziomem użytkowości osobnikom stada miejscowego. Nabywca czuje się zawiedziony czy wręcz oszukany zawartą transakcją. Przykład ten warto uzupełnić informacją, że z reguły zakupione zwierzęta pochodzą ze stad o znacznie wyższym standardzie środowiskowym niż te, do których zostały zakupione.

Doświadczenia autorów pozwalają ustosunkować się i do tego problemu, na podstawie uzyskanych wyników eksperymentów selekcyjnych. Kiedy w omawianym poprzednio doświadczeniu zmieniono środowiska obydwu selekcyjonowanym na plenność liniom, okazało się, że doprowadziło to do utraty zysków selekcyjnych w obydwu liniach. Spadek wartości selekcyjonowanej cechy okazał się jednak znacznie większy przy przenoszeniu osobników z warunków korzystnych do niekorzystnych. Ta ostatnia obserwacja potwierdza w zasadzie poglądy wielu autorów (Gebler, 1973, 1978; Orozco i Bell 1974; Orozco 1976), jak również odczucia i obserwacje wielu hodowców praktyków.

W innym doświadczeniu selekcyjnym, prowadzonym przeciwstawnie na wysoką i niską masę ciała muszki owocowej (Socha 1983, 1984 - w druku), przerywano trzykrotnie selekcję i w tym okresie (5 pokoleń) stosowano wybór losowy. W obydwu liniach powodowało to zmniejszenie uzyskanych poprzednio zysków selekcyjnych, przy czym wyraźniej objawiło się to w linii selekcjonowanej na wysoką masę ciała. Trzeba tu jednak dodać, że skuteczność selekcji tej linii była znacznie wyższa i z tego powodu utrata osiągniętych zysków była bardziej wyraźna (ryc. 2).

Interesujących obserwacji dostarczyły również doświadczenia selekcyjne prowadzone na norkach (Maciejowski, Jeżewska 1976, 1982, 1983). Zwierzęta te były poddane jednostronnej selekcji w jednej grupie na masę ciała, w drugiej zaś na plenność. Te przyjęte w doświadczeniu kryteria wyboru oznaczały jednocześnie, że selekcja na inne cechy tych zwierząt została zaniechana. W każdym pokoleniu ocenie poddawano jednak nie tylko cechy, które stanowiły kryterium selekcji, ale również te, które uwzględnia się w selekcji stad hodowlanych. Do takich cech należała m. in. czystość i intensywność barwy okrywy włosowej. Cecha ta oceniona była w punktach w skali od 0 do 6. Przed rozpoczęciem doświadczenia selekcyjnego barwa okrywy włosowej była, obok innych cech futrzarskich, przedmiotem selekcji. Rozpoczęcie doświadczenia, w którym kryterium selekcyjnym stały się masa ciała i plenność, było jednocześnie granicą zaniechania selekcji na barwę. Średnie wartości tej cechy w kolejnych latach doświadczenia podano w tabeli 2.

Spadek następował tak w jednej, jak i w drugiej grupie doświadczalnej, co wskazuje, że nie jest to wynik ujemnego skorelowania barwy okrywy włosowej ani z plennością, ani z masą ciała, które to cechy stanowiły jedyne kryteria selekcyjne w doświadczeniu, lecz skutek zaniechania selekcji. Interesujące jest również to, że w stadzie nerek pozostających poza doświadczeniem, a więc selekcjonowanym według kryteriów użytkowych nie obserwowano wprawdzie postępu hodowlanego w tej cesze, ale nie było również spadku jej poziomu. Ten stabilny poziom z pokolenia na pokolenie był skutkiem selekcji, brak jej spowodował bowiem widoczne obniżenie poziomu tej cechy.



Ryc. 2. (Część A) - Masa ciała w liniach *Drosophila* selekcyjowanych w kierunku wysokiej (HL) i niskiej (LL) masy ciała przedstawiona w procentach jako odchylenia od linii kontrolnej, (Część B) - Odchylenia od linii kontrolnych (jako miara zysków selekcyjnych w liniach *Drosophila* selekcyjowanych na zwiększoną plenność w korzystnych (SO) i niekorzystnych (SR) warunkach środowiskowych w czasie trzech kolejnych pokoleń (I, II, III). "1" - Plenność w środowisku, w którym prowadzono selekcję. "2" - Plenność po przeniesieniu owadów do przeciwnego środowiska

Fig. 2. (Part A) - Mean body weight in the *Drosophila* lines selected for high (HL) and low (LL) body weight expressed as deviations from the control line (in percentage). (Part B) - Deviations from control line (as a measure of selection gains) in the *Drosophila* lines selected for increased fecundity both in beneficial (SO) and restricted (SR) environment at the time of three subsequent generations (I, II, III). "1" - fecundity in the environment the flies were previously selected. "2" - fecundity after placing flies in the opposite environment

Genetyczne skutki selekcji

Fenotypowe skutki prowadzonej selekcji łatwe są do zarejestrowania. Trudniej nieco jest ocenić, czy nacisk selekcyjny stosowany w tym samym kierunku i z tą samą intensywnością na dwie populacje pozostające w różnych warunkach środowiskowych powoduje jednakowe skutki genetyczne. Selekcja, a więc wybór na rodziców przyszłego pokolenia najlepszych pod względem interesującej hodowcę cechy osobników powoduje, że jedynie część populacji ma szansę pozostawienia po sobie potomstwa. Pozostała część osobników odchodzi z populacji bezpotomnie i nie oddziałuje na strukturę genetyczną kolejnej generacji. Powstaje w związku z tym interesujące pytanie, czy każda selekcja prowadzona według tej samej metody i przyjętych kryteriów selekcyjnych będzie preferować te same geny bądź zespoły genowe w populacji, czy też inne.

Zróżnicowane skutki selekcji prowadzonej w różnych środowiskach dostarczają pośrednio odpowiedzi na to pytanie. Uwadze selekcionera uchodzi często fakt, że stosując te same fenotypowe kryteria wyboru, ale w różnych warunkach środowiskowych, w istocie rzeczy zmienia się genetyczny kierunek selekcji. Gdyby selekcja na zwiększoną masę ciała była prowadzona w jednej populacji żywionej ad libitum, a w drugiej paszą, wprowadzie w pełni zaspokajającą potrzeby organizmu, ale dawkowaną, to uzyskane wyniki i fenotypowe, i genotypowe okazałyby się różne.

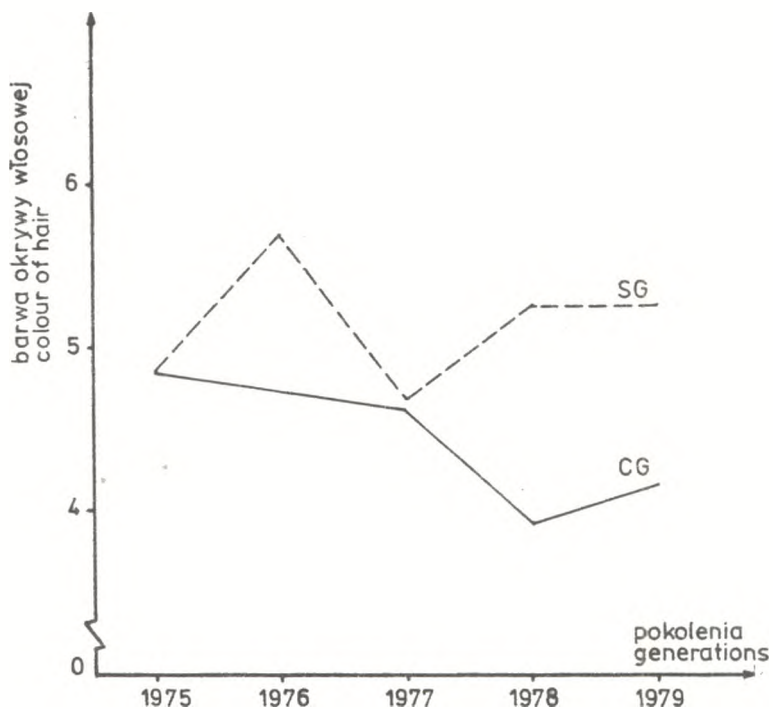
Ponieważ przyrosty masy ciała są funkcją spożytego pokarmu, przy karmieniu ad libitum preferowane są osobniki o dużym apetycie. Żywienie dawkowane wyróżnia w selekcji na masę ciała zwierzęta lepiej wykorzystujące pokarm, czyli sprawność przemian metabolicznych. Nie bez znaczenia pozostaje również i to, czy pasza ma charakter jednorodny (homogenizowana masa, granulata), czy też stanowi mieszaninę różnych składników. Przy żywieniu do woli, zwierzęta żywione paszą niejednorodną mogą selektywnie wyjadać niektóre składniki, kierując się smakiem, i przez to ukierunkowywać swój metabolizm (np. w kierunku nadmiernej otłuszczenia), co następnie zostaje utrwalone przez selekcję. Przykłady te, których można przytoczyć znacznie więcej (Bailey i wsp., 1971; Falconer 1952; Vasilieva 1984 ab; Marks, 1971), wyraźnie wskazują, że selekcja na tę samą cechę fe-

notypową, przy nieznacznie nawet zmienionych warunkach środowiskowych, powoduje inne zmiany struktury genetycznej populacji, albowiem preferuje nie te same zespoły genowe. Jak to bowiem wykazali Lin i wsp. (1983) genotyp cechy ilościowej składa się z dwóch zespołów genów, tych warunkujących ją per se i tych odpowiadających za odporność na presję środowiskową. Oczywiście ten drugi zespół jest ogromnie zmienny pod względem liczebności i wpływu na daną cechę w zależności od środowiska.

Wracając do przytoczonych już przykładów selekcji na plenność muszki owocowej w różnych środowiskach i jej skuteczności można również stwierdzić, że obydwie populacje, mimo iż osiągnęły po wielu pokoleniach selekcji zbliżony poziom interesującej nas cechy, zdecydowanie różniły się strukturą genetyczną, na co może wskazywać niejednakowe tempo postępu hodowlanego, a następnie różnice w utracie zysków selekcyjnych po przeniesieniu do innych, przeciwstawnych sobie środowisk. Potwierdza to również zupełnie odmienna reakcja na działanie tych samych stresorów i odmiennie skutki w kojarzeniu z homozygotycznymi liniami wsobnymi.

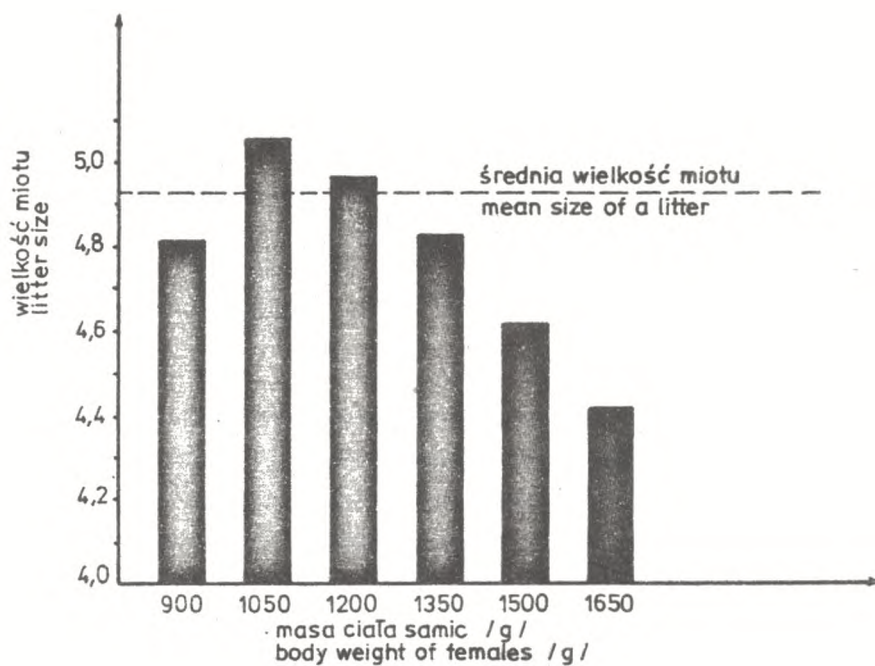
Selekcja sztuczna a selekcja naturalna

Wyraźnie ukierunkowana sztuczna selekcja, prowadzona w warunkach gospodarczych bądź doświadczalnych, winna - zdawałoby się - całkowicie przesłaniać oddziaływanie selekcji naturalnej na populację. Wiele doświadczeń wskazuje jednak (Barker i Cockerm, 1970; Craig i Dayton, 1982; Yamada i Bell, 1980), że obydwie formy selekcji występują jednocześnie, przy czym w niektórych przypadkach selekcja naturalna może poważnie niekształcać wyniki selekcji sztucznej (Lerner, 1969) lub nawet skutecznie jej przeciwdziałać. Ma to miejsce wówczas, kiedy wybór kierunku selekcji sztucznej stoi w wyraźnej sprzeczności z "interese" gatunku, a zatem jest ustawiony przeciwstawnie do selekcji naturalnej (Paleolog, 1987a; Socha, 1983, 1984; Maciejowski i Jeżewska, 1976, 1982, 1983). Tak na przykład selekcja na plenność z reguły nie napotyka barier w postaci działającej w przeciwnym kierunku selekcji naturalnej, albowiem zwiększona rozrodczość jest zgodna z tendencjami przetrwania gatunku. Wprawdzie



Ryc. 3. Ocena barwy u norek w kolejnych pokoleniach (SG - grupa selekcjonowana, CG - grupa nieselekcjonowana)

Fig. 3. The value of trait the colour of hair cover in standard minks in successive generations (SG - selected group, CG - unselected group)



Ryc. 4. Średnia wielkość pierwszego miotu uzyskanego od samic o różnym ciężarze ciała u norek

Fig. 4. Mean first litter size out of females of different body weights in minks

podatność na selekcję tej cechy jest u wszystkich przebadanych gatunków niewielka, jednak konsekwentnie stosowana prowadzi do zadziwiających wręcz wyników. Kura domowa, której dziki przodek (*Gallus bankiva*) znosi w sezonie lęgowym około 10 jaj, co zapewnia niezakłóconą reprodukcję populacji, doprowadzona została w wyniku długotrwałej selekcji do nieśności osiągającej średnio w stadzie około 250 jaj, a w jednostkowych przypadkach liczba ta zbliża się do liczby dni w roku. Tej ogromnej nieśności musi towarzyszyć doskonała sprawność fizjologiczna organizmu i zadowalająca zdrowotność.

Zupełnie inaczej reaguje populacja i poszczególne w niej osobniki na wzmoczony nacisk selekcyjny na masę ciała. Cecha ta wprawdzie jest bardziej podatna na selekcję niż plenność, ale też znacznie szybciej osiąga pułap selekcyjny. Nie jest on z reguły spowodowany wyczerpaniem zmienności genetycznej, ale raczej przeciwdziałaniem selekcji naturalnej. Lerner (1969) selekcjonując kury na długość skoku, pośrednio powodował szybki przyrost masy ciała. Po kilkunastu pokoleniach osiągnął wprawdzie zamierzony efekt w postaci uzyskania bardzo dużych osobników, jednak towarzyszyły temu zupełnie karykaturalne zmiany w sylwetce ptaków i gwałtowne załamanie się płodności.

W badaniach autorów (Maciejowski i Jeżewska, 1976, 1982, 1983; Paleolog - w druku) nad norkami stwierdzono, że korelacja między masą ciała samic a ich plennością i zdolnością do odchowu młodych ma wyraźny charakter krzywoliniowy (zyc. 4). Wzrostowi masy ciała samic do prawie zbliżonych do średniej arytmetycznej tej cechy towarzyszył wzrost plenności i zdolności macierzyńskich. Po przekroczeniu tej granicy następował również wyraźny spadek tych cech. Skorelowanie tych cech było spowodowane niewątpliwie oddziaływaniem selekcji naturalnej, która preferowała wyraźnie zwierzęta o pośredniej masie ciała. Oznacza to jednocześnie, że selekcjonując te zwierzęta na zwiększenie masy ciała, co byłoby niewątpliwie korzystne z punktu widzenia gospodarczego, napotykamy szybko opór selekcji naturalnej. Doświadczenia selekcyjne nad norkami (Maciejowski i Jeżewska, 1976, 1982, 1983; Paleolog - w druku) i *Drosophila* istotnie potwierdzają to przypuszczenie.

Bardzo interesujące pod tym względem okazały się także doświadczenia Sochy (1983, 1984; w druku) nad przeciwstawną selekcją na masę ciała Dro-

sophila. Wyniki były wyraźnie asymetryczne. O ile selekcja na wysoką masę ciała wykazywała wyraźną skuteczność, o tyle selekcja w przeciwnym kierunku nie dawała zadowalających wyników (ryc. 2). Po zastosowaniu wyboru rodzin zamiast selekcji indywidualnej osiągnięto wprawdzie niewielki postęp i uzyskano nieznaczne obniżenie masy ciała owadów, jednak był to postęp w dalszym ciągu znacznie mniejszy niż na wysoką masę ciała.

Należy sądzić, że dla sprawnego funkcjonowania organizmu tych owadów potrzebna jest pewna optymalna masa ciała. Próba jej zmniejszenia przez selekcję napotyka na opór selekcji naturalnej. Mała skuteczność selekcji na zmniejszenie masy ciała może być związana z tym, że wybierając do hodowli osobniki najmniejsze wybiera się często osobniki upośledzone w rozwoju, od których nie otrzymuje się potomstwa. Następne pokolenie powstaje z rozrodu owadów największych spośród wybranych małych, stąd też postęp jest niewielki. Gdyby tak istotnie było, przyczyny tego należałoby upatrywać w działaniu selekcji naturalnej, która koryguje szkodliwe dla gatunku działania hodowcy.

Działania "ochronne" selekcji naturalnej mogą się przejawiać poprzez różnorodne korelacje genetyczne między cechami, zwłaszcza wówczas jeżeli skorelowanie wynika z plejotropowego działania genów, które ulegają "przegrupowaniu", lub nawet eliminacji, w wyniku prowadzonej selekcji. Jeżeli skorelowana z selekcjonowaną cechą właściwość ma zasadnicze znaczenie dla funkcjonowania organizmu lub populacji (reprodukcja), wówczas selekcja naturalna bardzo szybko ujawni swoje działanie, zmuszając hodowcę do zaniechania podjętego kierunku selekcji (Vasilieva, 1984 b; Dinsley, Thoday, 1961).

We wspomnianych poprzednio doświadczeniach Sochy kontrolowano plenność owadów. W doświadczeniach Paleologa (w druku), w których cechą selekcjonowaną była plenność, kontrolowano dodatkowo masę ciała. Interesujące jest, że w selekcji na masę ciała zauważono obniżenie plenności w tych grupach, w których osiągnięto bardzo wyraźny postęp hodowlany. Selekcja na plenność nie spowodowała natomiast żadnych reakcji skorelowanych w masie ciała.

Rozbieżności wyników doświadczeń selekcyjnych

Liczne doświadczenia selekcyjne, jakie przeprowadzono dla wielu cech u różnych gatunków wykazują dość duże rozbieżności uzyskiwanych wniosków. Przyczyny tych rozbieżności mogą być bardzo różne. O niektórych z nich była już pośrednio mowa. Różne warunki środowiskowe są tego najczęstszą przyczyną. Również omawiane oddziaływanie selekcji naturalnej, jak i struktura genetyczna wyjściowej populacji, może być źródłem zróżnicowanych wyników selekcji. Nie można również zapominać o łącznym działaniu wymienionych czynników w formie tzw. interakcji genetyczno-środowiskowych (Dickerson, 1962; Konothe, 1974). Ten sam nawet genotyp, ale w zróżnicowanych warunkach środowiskowych będzie manifestował zdecydowanie różny fenotyp. Z drugiej strony ten sam fenotyp może mieć różne podłoże genetyczne.

W takich porównaniach warto jednak również pamiętać o przyczynach spowodowanych niejednorodnymi metodami szacowania postępu hodowlanego. Szczególnie istotne jest tutaj właściwe wykorzystanie linii kontrolnych (nieselekcjonowanych). W wielu doświadczeniach są one traktowane jedynie jako punkt odniesienia. Oznacza to, że wyniki selekcji przedstawia się jako różnice wartości badanej cechy pomiędzy liniami selekcyjnymi a linią kontrolną, traktując tę ostatnią jako zero. U podstaw tego rozumowania leży założenie, że wahania poziomu badanej cechy są odzwierciedleniem trendów środowiskowych, a zatem odchylenia linii selekcjonowanych od kontrolnych są miarą postępu hodowlanego. Taka interpretacja może prowadzić jednak do utraty wielu informacji, gdyż prócz wpływów środowiskowych, na skutek działania selekcji naturalnej, w liniach nieselekcjonowanych może dochodzić do trwałych zmian genetycznych. Istnienie zwykłych lub zniżkowych trendów powiększa bądź zmniejsza odchylenia linii selekcjonowanych od kontrolnych i powoduje nieprawidłową ocenę zysków selekcyjnych (Paleolog, 1983 a, 1987 a).

Przy ocenie zysków selekcyjnych eksperymetatorzy często posługują się także prostą regresji (wydajności na pokolenia), która powinna odzwierciedlać trend genetyczny. Reakcja na selekcję ma jednak często charakter krzywoliniowy. Szczególnie w środowiskach niekorzystnych zachodzi

potrzeba wstępnej adaptacji (wartość cechy pomimo selekcji początkowo spada), by uzyskać reakcję na selekcję. W opinii autorów tego artykułu w przypadku wspomnianej sytuacji prosta regresja jest wręcz nadużywana i prowadzi do błędnych interpretacji (zaniżania zysków selekcyjnych) wyników. Z rozważań tych wynika, że niektóre różnice między rezultatami doświadczeń selekcyjnych mogą być w pewnym sensie pozorne i mogą wynikać raczej z metody szacowania postępu genetycznego niż różnic w mechanizmach reakcji na selekcję per se.

Istnieje jeszcze jedna przyczyna powodująca znaczne rozbieżności w skutkach selekcji, często nawet pomiędzy kilkoma równocześnie prowadzonymi liniami. Prace selekcyjne są rozpoczynane bowiem od wyboru osobników z jakiejś większej populacji, w celu stworzenia linii czy stad selekcyjnych. Trzeba jednak podkreślić, że najczęściej stosowany losowy wybór osobników nie zapewnia zawsze losowego wyboru genów, a zatem partie selekcyjne w różnych liniach czy stadach już od początku oddziałuje na inną pulę genową. Oczywiście znajduje to swój wyraz w późniejszych skutkach selekcji (Yoo, 1980), szczególnie jeśli w obrębie genotypu doskonałej cechy ilościowej mamy do czynienia z tzw. "major gens" lub genami o szerokim zakresie współdziałania (plejotropowego czy epistatycznego) z innymi genami danej cechy (Lande, 1981; Fraser, 1970). Dlatego też badacze, zajmujący się skutkami selekcji, do tworzenia prowadzonych przez siebie linii stosują specjalny wybór osobników oparty na pokrewieństwie (Yoo, 1980). Wybór taki zapewnia wysokie prawdopodobieństwo wprowadzenia każdego z genów do puli genowej każdej linii. Tak wyrównane linie można traktować jako repliki, co daje znacznie większą wiarygodność wnioskowania na temat skuteczności selekcji.

Literatura

Bailey C. M., Harvey W. R., Hunter J. E., Torell C. R., 1971. Estimated direct and correlated response to selection for performance traits in closed Hereford lines under different types of environments. *J. Anim. Sci.* 33, 541-550.

- Barker R. L., Cockerm R. R., 1970. Selection for body weight in the mouse at three temperatures and the correlated response in tail length. *Genetics* 65, 505-523.
- Bohren B. B., Rogler J. C., Carson J. E., 1981. Response to selection in two temperatures for fast and slow growth in nine weeks old. *Genetics* 97, 443-450.
- Craig J. V., Dayton A. D., 1982. Selection for egg mass in different social environment. 4. Selection response in phase I. *Poult. Sci.* 61, 1706-1719.
- Dinsley M., Thoday J. M., 1961. Fitness and artificial selection. *Heredity* 16, 113-121.
- Dickerson G. E., 1962. Implications of genetic environmental interactions in animal breeding. *Anim. Prod.* 4, 47-63.
- Falconer D. S., 1952. The problem of environment and selection. *Amer. Natural.* 86, 293-298.
- Fraser A., 1970. Variation of scuteral bristles in *Drosophila*. XVI Major and minor gens. *Genetics* 65, 305-309.
- Gebler E., 1973. Fertility and reproductivity in mice selected at different levels of feeding. *Genet. Polon.* 14, 328-336.
- Gebler E., 1978. Improvement of animals maintained and selected at different levels of feeding at the example of laboratory mice. *Genet. Polon.* 19, 201-212.
- Hammond J., 1951. Adaptation of genotypes to new environments. *Prac. UN Sci.* 6, 414-419.
- Hardin R. T., Bell A. E., 1967. Two way of selection for body weight in *Tribolium* in two levels of nutrition. *Genet. Res.*, 309-330.
- Hetzel D. J., Nicholas, 1982. Direct and correlated response to selection for postweaning gain at ad libitum or restricted feeding in mice. *Theoret. Appl. Genet.* 63, 201-212.
- Konthe A., 1974. Badania nad interakcją pomiędzy genotypem a środowiskiem zwierząt domowych. Materiały z I Sympozjum: Perspektywy Rozwoju Genetyki Zwierząt w Polsce.
- Kramerer C. M., Young S. Y., 1983. Direct selection for body weight at constant and variable environments in *Drosophila melanogaster*. *Heredity* 50, 237-251.

- Lande R., 1983. The response to selection in major and minor mutations affecting metrical traits. *Heredity* 50, 47-69.
- Lerner M., 1969. *Genetyczne podstawy selekcji*. PWRiL, Warszawa.
- Lin C. S., Williams C. J., Bins M. R., 1984. Investigation of interchromosomal interactions among three major chromosomes of *Drosophila* in response to environments and relationship between multi line and two line analyses: reexamination of Calgari and Mather data. *Hered.* 52/403-414.
- Lorkiewicz M., Paleolog J., 1979. Selekcja na zwiększoną plenność u *Drosophila* oraz skutki jej zaprzestania w odniesieniu do linii kontrolnej. *Materiały z II Zjazdu PTG, Poznań*.
- Maciejowski J., Jezewska G., 1976. Badania nad wpływem ciężaru ciała na plenność nerek. *Prace i Mater. Zoot.* 10, 17-27.
- Maciejowski J., Jezewska G., Sławoń J., 1983. Selekcja na plenność i masę ciała u nerek standard. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.* 302, 75-81.
- Maciejowski J., Jezewska G., 1982. Colour variability of hair coat in successive unselected generation of standard mink. *XXXIII Jeziegodna-ja Konferencija Jevrop. Assoc. po životnovodstvu. Leningrad*.
- Marks H. L., 1971. Selection for four week body weight in Japanese quail under different nutritional environments. *Poult. Sci.* 50, 931-937.
- Orozco F., Bell A. E., 1974. A genetic study of egg laying of *Tribolium* in optimal and stress environments. *Genetics* 90, 629-644.
- Orozco F., 1976. A dynamic study of genotype environment interaction with egg laying of *Tribolium castaneum*. *Heredity* 37, 157-171.
- Paleolog J., 1983. Reakcja na selekcję i działanie stresorów wśród sześciu linii *Drosophila* selekcjonowanych w różnych środowiskach. *Materiały z VIII Zjazdu PTG, Łódź*, 102.
- Paleolog J., 1984. Response to stress in six lines of *Drosophila* selected for high fertility under different environmental conditions. *Genet. Polon* 4, 397-402.
- Paleolog J., 1987 a. Response to selection for high fecundity in *Drosophila* in different environments. *Zeitschrift Tierz. Züchtungsbiol.* 104, 3, 180-184.

- Paleolog J., 1987 b. Top-crossing of the *Drosophila* lines-previously selected for high fecundity under different environmental conditions. *Zeitschrift Tierz. Züchtungsbiol.* 104, 3. 235-239.
- Paleolog J. (w druku). Skorelowana reakcja masy ciała podczas selekcji na zwiększoną plenność u *Drosophila*. *Ann. UMCS, Lublin.*
- Parker R. J., Bhati J. G., 1982. Selection for feed efficiency in mice under ad libitum and restricted feeding by fixed time or quantity intake. *Can. J. Genet. Cytol.* 24, 117-126.
- Socha S., 1983. Zmienność masy ciała i plenności w kolejnych pokoleniach nioselekcjonowanej populacji u *Drosophila melanogaster*. *Materiały z VIII Zjazdu PTG*, 106.
- Socha S., 1984. Variation of the body weight and fecundity in subsequent generations of unselected population of *Drosophila*. *Genet. Polon.* 25, 4, 387-395.
- Vasilieva L. A., 1984 a. Analiz riezultatov dlitielnego atbora po koli-
cziestviennomu priznaku w populacji *Drosophila melanogaster*. *Gienietika* 4, 599-604.
- Vasilieva L. A., 1984 b. Analiz sistemi ghenov ekspriesirujuszczij nie-
połnuju żilku kriła *Drosophila melanogaster*. *Gienietika* 4, 63-72.
- Yamada Y., Bell A. E., 1980. Reproductive fitness and adaptability to heterogenous environment of *Tribolium* populations selected under optimum or stress nutrition. *Can. J. Genet. Cytol.* 22, 187-196.
- Yoo B. H., 1980. Long-term selection for quantitative character in large replicated populations of *Drosophila melanogaster*. I Response to selection. *Genet. Res.* 35, 1-17.

Selection efficiency in different environments durability
of selection gains in experiments on *Drosophila* and *Mustela vison*

Summary

The results acquired during ten consecutive years of selection in *Drosophila* and minks have been summarized. The great deal of attention

has been paid to fecundity and body weight, as well as dynamic genetic-environmental interactions. Comparing their own results with these obtained by other researchers the authors tried to answer the following questions: How are the selection responses dependent on environment and secondly what is the durability of selection gains after giving up the selection or changing of environment. Finally, in which way is the mutual influence of natural and artificial selection realized and are the some genotypes preferred during selection for the some traits. Having in mind all the above mentioned problems, the authors attempted to analyse the differences between the results obtained in various selection experiments as well as to draw conclusions for further experiments to be carried out in future.

Януш Мацейовски, Ежи Палеолог, Станислав Соха, Гражина Ежевска

Эффективность селекции в различных условиях среды и устойчивость селекционных эффектов на примерах экспериментов, проведенных на плодовой мушке *Drosophila* и норках *Mustela vison*

Резюме

Авторы подвели итоги результатов десятилетних селекционных экспериментов, проведенных на мушках дрозофила и норках, сравнивая их с результатами других исследователей. Особое внимание обратили на признаки живого веса и плодовитости, а также на взаимодействие генотипа и среды. В частности, пытались ответить на следующие вопросы: Какова зависимость между эффективностью селекции и влиянием внешней среды и какова устойчивость селекционных эффектов после прекращения селекции или замены среды? Каким образом содействует естественная селекция с искусственной, а также, всегда ли предпочитает селекция по тем же признакам одни и те же генотипы?

Авторы проводят анализ противоречивых итогов различных селекционных опытов, обобщая их, и извлекают выводы для будущих экспериментов.