



УДК 575.22:595.324.2

## Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по коррелятивным взаимосвязям количественных морфологических признаков

Е. Л. Ермаков

Иркутский государственный университет, Иркутск  
E-mail: [ermakov\\_eugeny@mail.ru](mailto:ermakov_eugeny@mail.ru)

**Аннотация.** Исследована сезонная динамика коэффициентов корреляции двух пар количественных морфологических признаков – счётных (числа стерноплевральных щетинок и числа веточек аристы) и мерных (длины крыла и бедра третьей пары ног) в природной популяции *Drosophila melanogaster*. Выделены три класса линий, различающихся уровнем корреляции в паре счётных признаков: N, P и St, обладающие соответственно достоверной отрицательной, положительной корреляцией и отсутствием связи. Сезонная динамика соотношения этих трёх фенотипических классов оказалась незначимой. В паре мерных признаков были выделены только два класса P и St, характеризовавшиеся достоверной положительной связью и отсутствием таковой. Сезонная динамика соотношения линий в этих двух классах была статистически существенной, приводя к последовательному снижению количества P-линий и увеличению числа St-линий от весны к осени.

**Ключевые слова:** меристические и морфометрические признаки, природная популяция дрозофилы, сезонная динамика, стерноплевральные щетинки, ариста, длина крыла, длина бедра, корреляция, фенотипическая структура.

### Введение

Известно, что генетические корреляции между количественными признаками существенно зависят от взаимодействия «генотип – среда», особенностей признака и условий эксперимента [5; 7]. В лабораторных исследованиях выделены группы особей с различным характером взаимосвязей между количественными признаками и установлена их экологическая специализация [6]. Однако до сих пор неясно, каково их количественное соотношение в природной популяции и как оно может меняться при сезонном изменении условий жизни. Это затруднение не позволяет прояснить вопрос о соотношении влияния генетических и экологических факторов в процессах возникновения и поддержания корреляций между количественными признаками в природных популяциях. Для решения этого вопроса мы оценили сезонную динамику фенотипической структуры природной популяции дрозофилы по коррелятивным взаимосвязям количественных морфологических признаков.

### Материалы и методы

Исследовали природную популяцию плодовой мухи *Drosophila melanogaster* Mg., оби-

тающую в одном из садов пос. Иноземцево (Северный Кавказ). Оплодотворённые самки, от которых были заложены линии, отловлены 21–25 мая (весенняя выборка), 8–11 августа (летняя выборка) и 19–22 сентября (осенняя выборка). Выборки представлены 59–66 линиями, которые содержались на манно-дрожжевой среде.

Для морфологического анализа от каждой линии брали по 5 самок и 5 самцов во втором ( $F_2$ ) и столько же – в третьем ( $F_3$ ) поколении от начала их закладки. Учитывали четыре количественных морфологических признака: два счётных – число стерноплевральных щетинок и число веточек аристы (далее – ЧСЩ и ЧСЩ соответственно), и два мерных – длина крыла, оцениваемая по расстоянию между концами 4-й и 5-й продольных жилок и длина бедра третьей пары ног (далее – ДК и ДБ соответственно). За варианту принимали сумму подсчётов с обеих сторон тела. Проанализированы 3 810 особей. Все измерения (подсчёт) признаков проводили под бинокляром МБС-9 при увеличении 8×7. Единицы деления окуляр-микрометра после оценки мерных признаков переводили в миллиметры.

Для выбора пар признаков, по которым планировалось оценить фенотипическую

структуру коррелятивных взаимосвязей, мы исходили из необходимости сравнения корреляции в резко различных по уровню взаимосвязи парах признаков. На основании наших исследований [1; 2], а также данных В. В. Тараканова [4], установлено, что среди изученных нами морфологических показателей дрозофилы наиболее резкие различия в уровне корреляции наблюдаются в паре счётных (ЧСЦ×ЧВА – корреляция недостоверная) и в паре мерных (ДК×ДБ – корреляция высоко достоверная) признаков. Поэтому анализу подвергали именно эти две пары.

Сравнение значений в указанных парах признаков проводили с помощью показателей  $r_1$  и  $r_2$ . Первый показатель представляет собой коэффициент корреляции Пирсона [3] между средними вычисленными на линию, второй – между вариантами признака внутри линии. Таким образом,  $r_1$  давал картину общепопуляционных взаимосвязей,  $r_2$  позволял оценить структуру популяции по ним. Для выделения фенотипических классов при группировке линий вначале выделяли группу линий с недо-

верной корреляцией, затем группы линий с достоверной положительной и отрицательной корреляцией.

### Результаты и обсуждение

Результаты оценки корреляции линейных средних арифметических и коэффициентов вариации приведены в таблице. Из данных таблицы видно, что значения  $r_1$  в паре ЧСЦ×ЧВА как между средними, так и между CV статистически несутрешенны, а в паре ДК×ДБ – достоверны. Эти результаты в общем соответствуют ранее полученным [4]. Новым здесь является то, что оценка корреляции не позволяет обнаружить различий между средними показателями и изменчивостью. Выводы, полученные на основе оценки  $r_1$ , дают предварительную информацию о межлинейной взаимосвязи в двух парах признаков. Однако, как упоминалось выше, интересно оценить, есть ли межлинейные различия в этих двух парах корреляции. Для решения этой задачи использовали показатель  $r_2$ .

Таблица

Сезонная динамика межлинейной корреляции количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Пол	Сезон	N	Пары признаков			
			ЧСЦ×ЧВА		ДК×ДБ	
			$r_1$ между			
			$\bar{x}$	CV	$\bar{x}$	CV
Самки	Весна	65	-0,138	-0,005	0,607	0,634
	Лето	66	0,031	0,044	0,512	0,677
	Осень	65	0,205	-0,080	0,455	0,433
	Всего	196	0,180	0,047	0,813	0,630
Самцы	Весна	65	0,119	0,083	0,561	0,579
	Лето	61	-0,236	0,057	0,508	0,517
	Осень	59	-0,089	0,054	0,513	0,666
	Всего	185	0,152	0,106	0,834	0,585

Примечание: жирным шрифтом выделены достоверные  $r$ .

Расчёт  $r_2$  позволяет оценить внутрелинейную взаимосвязь признаков, а значит, выяснить, отличаются ли линии по этому показателю. Кроме того, оценка линейных показателей корреляции позволяет оценить фенотипическую структуру природной популяции по уровню корреляции и её возможную сезонную динамику. В данном случае для выделения фенотипических классов использовали уровень достоверности коэффициентов корреляции, т. е. достоверную отрицательную корреляцию относили к N-классу, недостоверную – к St-классу и достоверную положительную – к P-классу.

Обнаружено (рис. 1, А), что между ЧСЦ и ЧВА как среди самок, так и самцов во все исследованные сезоны года можно выделить три группы класса N, St и P. Наличие линий с достоверной корреляцией (N- и P-классы) между ЧСЦ и ЧВА при отсутствии общей корреляции между признаками следует считать наиболее важным результатом. Во-первых, это свидетельствует о том, что структурный анализ позволяет выявить нестандартные коррелятивные взаимосвязи между признаками, и, что важно, эти взаимосвязи могут детерминироваться генетически. Во-вторых, структурированность

популяции позволяет «свёртывать» изменчивость, уклоняясь от нежелательного влияния отбора. При этом оценка общепопуляционных параметров показывает отсутствие достоверной взаимосвязи, тогда как некоторые линии демонстрируют её наличие как положительного, так и отрицательного характера. Необходимо отметить, что в нашем случае линии, у особей которых корреляция в паре ЧСЦ×ЧВА отсутствует (St-класс), доминируют на протяжении всех трёх сезонов, как у самок, так и у самцов (рис. 2, А). Количество же линий с положительной и отрицательной корреляцией примерно сопоставимо, что в итоге приводит к

отсутствию достоверной сезонной динамики. На основании этого можно сделать два вывода. Первый: отсутствие выраженной корреляции между счётными признаками в природной популяции дрозофилы объясняется, с одной стороны, доминированием линий с отсутствием корреляции, с другой – приблизительным паритетом линий с положительной и отрицательной корреляцией. Второй: отсутствие выраженной сезонной динамики структуры по коррелятивным взаимосвязям между счётными признаками свидетельствует о слабом действии отбора на этот показатель.

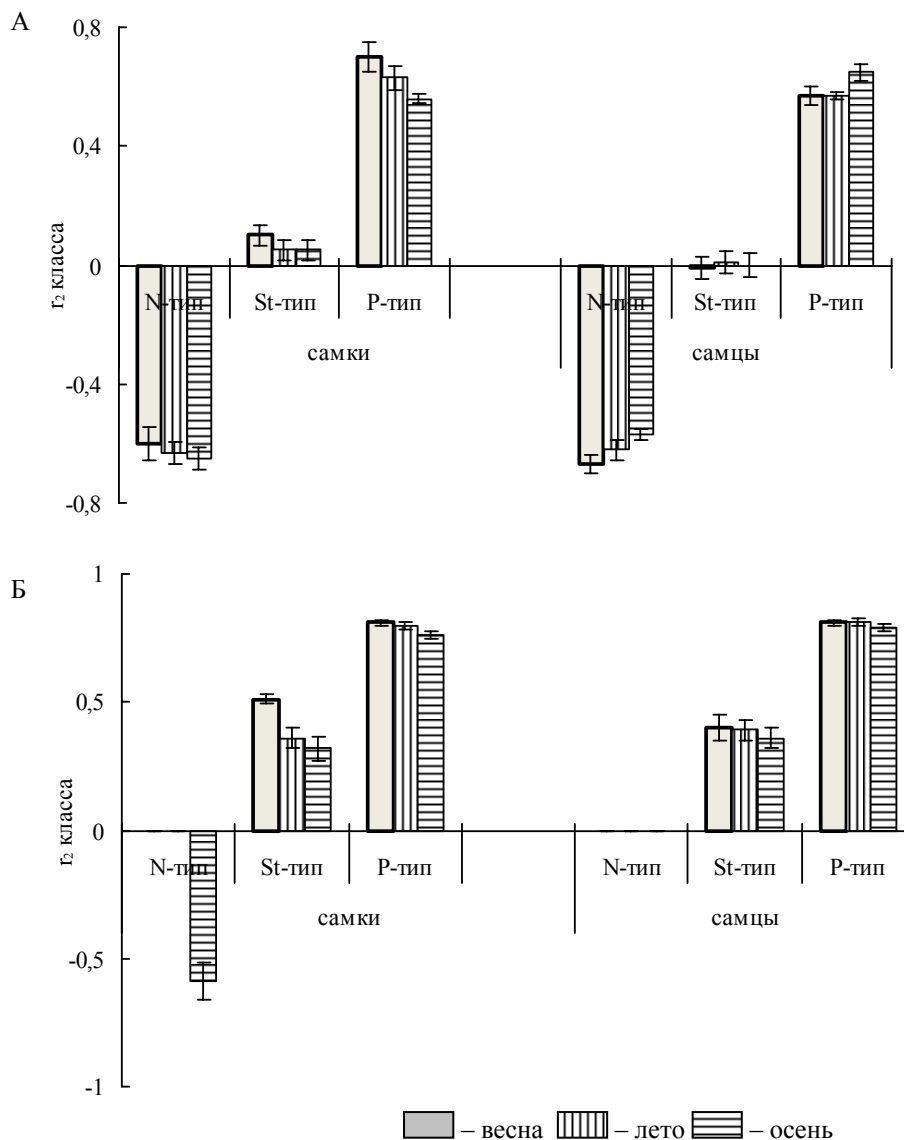


Рис. 1. Коэффициенты корреляции ( $r_2$ ) двух пар количественных морфологических признаков у различных фенотипических классов. А – счётные, Б – мерные

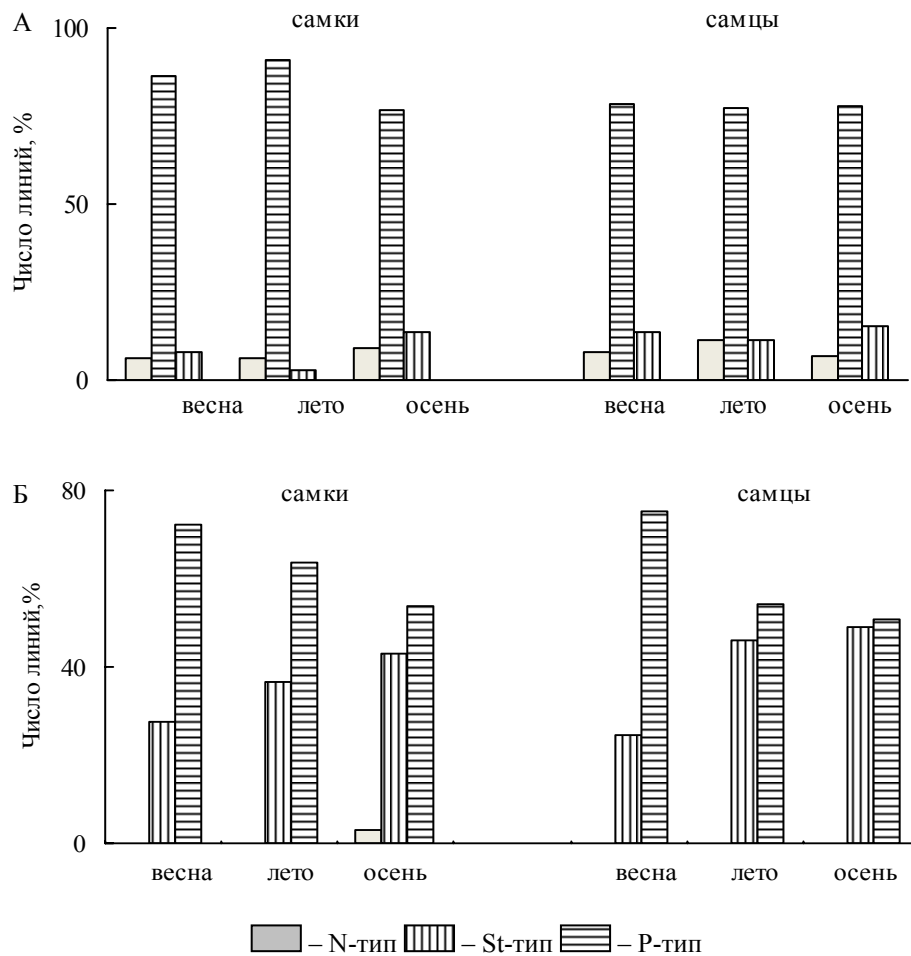


Рис. 2. Сезонная динамика фенотипической структуры природной популяции *D. melanogaster* по мерным признакам. А – счётные, Б – мерные

Оценка  $r_2$  между ДК и ДБ и последующее вскрытие фенотипической структуры по корреляции ДК×ДБ привело к иным результатам (см. рис. 1, Б). Так, в большинстве случаев выделены две группы линий – с недостоверной (St-класс) и достоверной положительной корреляцией (P-класс). У самок осенью обнаружены две линии со статистически существенной отрицательной корреляцией (N-класс). Сезонная динамика соотношения этих двух групп статистически значима. Значение  $\chi^2$  у самок составило 7,34 (df = 2, P < 0,05), а у самцов – 14,82 (df = 2, P < 0,001). Как для самок, так и самцов показано последовательное снижение количества линий с достоверной корреляцией и увеличение количества линий с недостоверной корреляцией от весны к лету и далее к осени (см. рис. 2, Б). У самок осенью даже появляется некоторое количество линий с отрицательной корреляцией. Такие результаты позволяют подтвердить ранее полученные данные относительно наиболее низкой корреляции ДК×ДБ

осенью, более того, снижение этого показателя можно объяснить влиянием селекционно-генетических факторов.

### Заключение

Настоящее исследование показало конструктивность структурного анализа природной популяции по корреляции количественных признаков. В частности, внутри популяции могут существовать особи с имеющими достоверный уровень корреляции признаками, которые на популяционном уровне корреляции не проявляют, причём эта особенность генетически детерминирована и при благоприятных обстоятельствах может привести к селекционному изменению существующей картины взаимосвязей комплекса количественных признаков.

Достоверная связь между признаками, проявившаяся на общепопуляционном уровне, при структурном анализе может быть характерна далеко не для всех линий. Так, нами показано, что снижение общепопуляционного уровня

корреляции между ДК и ДБ объясняется увеличением количества линий с нетипичным характером связи (недостовверная корреляция и отрицательная корреляция). Ранее нами было показано, что в исследуемой природной популяции дрозофилы происходит селекционное снижение количества линий с высокой модификационной изменчивостью комплекса количественных признаков [1; 2]. Таким образом, можно заключить, что снижение модификационной изменчивости признаков сопровождается снижением корреляции между ними. Оба этих процесса обусловлены циклическим сезонным отбором.

#### Литература

1. Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1619–1629.

2. Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам

и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журн. общ. биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.

3. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.

4. Тараканов В. В. Эколого-генетическая изменчивость количественных признаков *Drosophila melanogaster*: дис. ... канд. биол. наук / В. В. Тараканов; Ленингр. гос. ун-т. – Л.: 1982. – 135 с.

5. Фенотипическая пластичность размеров и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* / Л. А. Животовский [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 4. – С. 66–71.

6. Bouletreau-Merle J. How to overwinter and be a founder: egg-retention phenotypes and mating status in *Drosophila melanogaster* / J. Bouletreau-Merle, P. Fouillet // Evolutionary Ecology. – 2002. – Vol. 16. – P. 309–332.

7. Chippindale A. K. The devil in the details of life-history evolution: instability and reversal of genetic correlations during selection on *Drosophila* development. / A. K. Chippindale, A. L. Ngo, M. R. Rose // J. Genetics. – 2003. – Vol. 82. – P. 133–145.

## Seasonal dynamics of phenotypic structure of a natural drosophila population on correlation interrelations between quantitative morphological traits

E. L. Ermakov

Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

**Abstract.** Seasonal dynamics of correlation coefficients on two pairs quantitative morphological traits – meristic (sternopleural bristles number and arista branches number) and morphometric (wing length and femora of third pair legs length) in a natural population of *Drosophila melanogaster* were researched. Three classes strains which distinguished by correlation level in pair of meristic traits N, P, and St were divided. Those classes have significance negative, positive correlation and absence relation, respectively. Seasonal dynamics of the ratio of those phenotypic classes were negligence. In pair of morphometric traits only two classes P and St were extracted, which characterized by significance positive relation and absence by it, respectively. Seasonal dynamics of ration strains in these classes have a statistic significance lead to continual decreasing number of P-strains and to increasing number of St-strains on spring to autumn.

**Key words:** meristic and morphometric trait, a natural drosophila population, seasonal dynamics, sternopleural bristles, arista, wing length, femora length, correlation, phenotypic structure.

Ермаков Евгений Леонидович  
Научно-исследовательский институт  
биологии ИГУ  
664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
тел. (3952)24-30-77  
E-mail: ermakov\_eugeny@mail.ru

Ermakov Evgeny Leonidovich  
Irkutsk State University  
Research Institute for Biology  
3 Lenin St., Irkutsk, 664003  
Ph. D. in Biology,  
senior research scientist  
phone: (3952)24-30-77  
E-mail: ermakov\_eugeny@mail.ru