



УДК 575.23:582.951.4

Сезонная динамика случайной изменчивости количественных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы

Е. Л. Ермаков

Научно-исследовательский институт биологии при Иркутском госуниверситете, Иркутск
E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Аннотация. Природная популяция дрозофилы генетически гетерогенна по случайной изменчивости количественных морфологических признаков. По счетным признакам высокая случайная изменчивость наблюдается летом, низкая – весной и осенью; по мерным – высокая – весной и летом, низкая – осенью. Обнаруженная сезонная динамика случайной изменчивости обусловлена отбором генотипов, детерминирующих высокую и низкую изменчивость. Обсуждаются проблемы влияния генетических и экологических факторов на различные формы изменчивости.

Ключевые слова: счетные и мерные морфологические признаки, генотип, дрозофила, природная популяция, случайная изменчивость, сезонная динамика.

*Памяти профессора
Иркутского государственного университета
Георгия Васильевича Гречаного
посвящается...*

Введение

Изучение селекционно-генетических механизмов регуляции изменчивости количественных признаков в природных и лабораторных популяциях в настоящее время является предметом интенсивных исследований [1; 6; 7; 13] в связи с отсутствием общей теории изменчивости в генетике и эволюционной биологии [5].

Ранее нами было исследовано влияние селекционно-генетических факторов на количественные морфологические признаки и их сезонную динамику в северокавказской природной популяции дрозофилы [3; 4]. В этих работах оценивали средние арифметические показатели и, как следствие, влияние генетических факторов на размеры признаков. Этот подход исходит из классического селекционно-генетического постулата: отбор идет по размерам признаков, изменение уровня изменчивости – это лишь следствие, но не причина отбора. Это допущение основано на исследовании альтернативных признаков и, по-видимому, не достаточно для адекватного описания особенностей селекционно-генетического контроля количественных признаков в природных популяциях. Так, наши работы по плодовитости и реакции на плотность у дрозофилы [11], проведенные на том же материале, что и настоящая

работа, а также исследование фенотипической пластичности мерных морфологических признаков у дафний [2], показывают, что при описании селекционно-генетического контроля количественных признаков весьма эффективно использование концепции отбора генотипов, детерминирующих различный уровень изменчивости. В данном случае отбор прямо влияет именно на изменчивость, а не на размеры признака.

В связи с этим целью настоящей работы стал детальный анализ селекционно-генетического контроля сезонной динамики случайной изменчивости количественных морфологических признаков в северокавказской природной популяции дрозофилы.

Материалы и методы

Исследовалась природная популяция плодовой мухи *Drosophila melanogaster* Mg., обитающая в одном из садов пос. Иноземцево (Северный Кавказ). Оплодотворенные самки, от которых были заложены линии, отловлены в период 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. Тестирование линий проводили во втором (F_2) и третьем (F_3) поколениях от начала их закладки. У 5 самок и 5 самцов, взятых от каждой из линий, проводилась оценка счетных признаков: числа стерноплевральных щетинок (далее – СЩ) и числа веточек

аристы (ВА); и мерных: длины крыла (ДК) и длины бедра (ДБ) третьей пары ног.

СЩ расположены по бокам торакса насекомого между 1-й и 2-й парами ног и выполняют аэродинамическую функцию. Ариста – это орган химического чувства, который представляет собой третий членик антенны, трансформированный в перистую структуру. Такая форма увеличивает площадь контакта поверхности органа с окружающей средой, что объясняется функциональной специализацией аристы. Длина крыла определялась по расстоянию между дистальными концами 4-й и 5-й продольных жилок. По длине крыла и бедра имаго можно с высокой степенью уверенности судить о размерах тела [1; 12].

За вариант принималась сумма подсчетов (промеров) с обеих сторон тела. Результаты измерений мерных признаков приведены в миллиметрах. Проанализированы 3 810 особей. При статистической обработке данных использовали критерии t_d и χ^2 , дисперсионный анализ [8].

Для выделения линий с различными генотипами по изменчивости счетных и мерных признаков был использован метод редукции выборки. Суть его сводится к следующему. Вначале проводили ранжирование линий по внутрилинейным CV , затем из массива данных удалялись линии, вносящие максимальный вклад в вариацию по фактору «линия», пока величина указанного фактора в редуцированной группе стала незначимой, т.е. в ней остались линии с одинаковым генотипом по изменчивости данного признака, конечно, в пределах разрешающей способности нашего метода. В зависимости от степени асимметричности распределения на данном этапе обработке могут получиться одна или две отсеченные группы линий, которые также необходимо подвергнуть дисперсионному анализу. Отсутствие в них влияния фактора «линия» дает основание сделать вывод о том, что в выборке имеется две или три генотипически различные группы особей соответственно. С некоторыми деталями метода можно познакомиться в других наших работах последнего времени [2–4].

Результаты

Для оценки общепопуляционной изменчивости по каждой сезонной выборке использовали три показателя, выраженные в коэффициентах вариации (CV): общая (CV_1), межлинейная (CV_3) и внутрилинейная (CV_2) изменчивость. С помощью CV_1 оценивалась изменчивость всего массива данных по особям

каждого пола и сезонной выборке. Этот показатель представляет максимально возможный CV , включающий и средовую и генетическую изменчивость [4].

Показано, что у самцов по обоим счетным признакам (табл. 1), а также по ДБ обнаружена четкая и, в основном, статистически достоверная закономерность: летняя выборка всегда характеризуется максимальными показателями CV_1 , а осенняя – минимальными. Для весенней выборки характерна в целом промежуточная величина CV_1 . У самок по ВА значения CV_1 между сезонными выборками достоверно не отличаются. По СЩ летняя выборка характеризуется более высокими показателями CV_1 , чем осенняя.

Весенняя выборка имеет промежуточные значения CV_1 , но на достоверном уровне они от показателей двух других выборок не отличаются. По мерным признакам в целом характерен иной характер сезонной динамики CV_1 : весной и летом значения были высокие, между этими сезонами достоверно не отличаясь, а осенью – гораздо ниже.

Через CV_2 оценивалась изменчивость усредненных показателей линий, принадлежащих к трем выборкам. Поскольку исследуемые признаки у линий оценивались при относительно одинаковых условиях лабораторного содержания, можно сделать предположение о том, что CV_2 определяется в основном генетической изменчивостью выборки линий, а, следовательно, и особей, от которых линии были заложены [3]. Этот показатель в большинстве случаев обнаружил отсутствие сезонной динамики, за исключением самцов по счетным признакам и самок ДБ. В этих случаях CV_2 характеризуется отсутствием различий между весенней и летней выборками, осенью же этот показатель достоверно ниже.

Показатель CV_3 представляет собой CV , вычисленные для каждой линии, а затем усредненные на выборку. Таким образом, оценивая внутрилинейную изменчивость, т.е. изменчивость между потомками одной самки, мы стремились удалить генетическую (в данном случае межлинейную) составляющую и определяли средовую изменчивость отдельных линий. Чтобы вывести общепопуляционный уровень, усредняли линейные показатели по всей выборке. Показано, что CV_3 как по самкам, так и по самцам обнаруживает, в общем, такую же закономерность, как и CV_1 , значительно чаще проявляясь, однако, на статистически достоверном уровне.

Сезонная динамика разных компонентов изменчивости (CV) количественных морфологических признаков

Признак	Пол	Сезон	N	Показатель изменчивости		
				CV ₁	CV ₂	CV ₃
СЦ	Самки	Весна	650	10,63±0,295	5,70±0,500	9,12±0,165
		Лето	660	11,22±0,309	5,53±0,481	9,84±0,174
		Осень	650	10,09±0,280	5,70±0,500	8,45±0,158
	Самцы	Весна	650	11,73±0,325	6,80±0,596	9,60±0,197
		Лето	610	13,04±0,373	7,20±0,652	10,80±0,221
		Осень	590	10,55±0,307	5,03±0,463	9,37±0,211
ВА	Самки	Весна	650	5,00±0,139	2,44±0,214	4,40±0,108
		Лето	660	5,37±0,148	2,46±0,214	4,85±0,107
		Осень	650	4,99±0,138	2,22±0,195	4,15±0,074
	Самцы	Весна	650	4,56±0,126	2,27±0,199	4,08±0,100
		Лето	610	5,46±0,156	2,47±0,224	4,79±0,153
		Осень	590	4,33±0,126	1,75±0,161	4,01±0,091
ДК	Самки	Весна	650	4,55±0,126	3,74±0,328	4,07±0,076
		Лето	660	4,78±0,132	4,23±0,368	4,08±0,104
		Осень	650	3,87±0,107	3,06±0,268	3,29±0,075
	Самцы	Весна	650	4,66±0,129	3,69±0,324	4,19±0,088
		Лето	610	4,72±0,135	4,19±0,379	4,13±0,103
		Осень	590	4,03±0,117	3,47±0,319	3,37±0,085
ДБ	Самки	Весна	650	3,87±0,107	2,69±0,236	3,56±0,077
		Лето	660	3,90±0,107	2,72±0,237	3,52±0,092
		Осень	650	3,33±0,092	2,11±0,185	2,99±0,067
	Самцы	Весна	650	3,86±0,107	2,34±0,205	3,42±0,084
		Лето	610	4,43±0,127	2,36±0,214	3,82±0,111
		Осень	590	3,44±0,100	2,23±0,205	3,07±0,077

При сравнении все трех показателей (CV₁, CV₂ и CV₃) между самцами и самками по счетным признакам оказалось, что сезонные различия лучше выражены у самцов, чем у самок; по мерным признакам половая дифференциация не выражена, лишь по ДБ показатели CV₁ и CV₃ у самцов летом достоверно выше, чем у самок.

Наиболее важным выводом из описанных выше результатов следует признать наличие в подавляющем большинстве случаев четкой сезонной динамики внутрилинейных показателей CV. Это позволяет перейти к решению следующего принципиально важного вопроса: отличаются ли линии в пределах выборки по внутрилинейной изменчивости?

Для решения этого вопроса мы провели оценку CV в первом и втором поколениях, а также вычислили CV за оба поколения. Эти три показателя оценивали по каждой линии. В предыдущих работах нами было установлено, что достоверные отличия по CV внутри поколения и между поколениями отсутствовали. Кроме того, дисперсионный анализ по счетным и по мерным признакам также показал, что внутрилинейная дисперсия как внутри поколения, так и между поколениями в пределах каждой ли-

нии несопоставима с межлинейной. Следовательно, вычисленные нами CV представляют собой гомогенный в пределах линии вариационный ряд, отражающий внутрилинейную изменчивость. Затем с помощью однофакторного дисперсионного анализа была оценена межлинейная дисперсия по изменчивости.

Было установлено, что во всех сезонных выборках и у самцов, и у самок по всем изученным признакам межлинейная дисперсия по внутрилинейной изменчивости статистически достоверно отличается от случайной (табл. 2, 3).

Отсюда следует, что отловленные особи, от которых были заложены линии, а следовательно, и в целом популяция «Иноземцево» характеризуются генотипической гетерогенностью по изменчивости изученных признаков в течение всего периода активной жизни, т. е. от весны до осени. Наличие генотипической гетерогенности по фактору «линия» дает основание оценить генотипический состав популяции в различные сезоны по изменчивости счетных и мерных признаков и установить характер взаимодействия этого показателя с экологическими условиями.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа изменчивости
счетных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы «Иноземцево»

Пол	Сезон	Источник изменчивости	Число СЩ			Число ВА		
			df	mS	F	df	mS	F
Самки	Весна	Общая	194	9,76		194	3,91	
		Линия	64	15,49	2,23***	64	6,94	2,87***
		Случайная	130	6,94		130	2,42	
	Лето	Общая	194	9,58		194	2,98	
		Линия	64	16,97	2,86***	64	6,07	4,17***
		Случайная	130	5,94		130	1,46	
	Осень	Общая	194	6,50		194	2,23	
		Линия	64	10,90	2,51***	64	3,43	2,09***
		Случайная	130	4,33		130	1,64	
Самцы	Весна	Общая	194	12,06		194	3,82	
		Линия	64	19,80	2,40***	64	6,09	2,26***
		Случайная	130	8,25		130	2,70	
	Лето	Общая	182	14,28		182	6,17	
		Линия	60	26,48	3,20***	60	10,87	2,82***
		Случайная	122	8,27		122	3,86	
	Осень	Общая	176	11,64		176	2,53	
		Линия	58	24,55	4,64***	58	4,48	2,86***
		Случайная	118	5,29		118	1,57	

Примечание: здесь и далее «*» – $P < 0,05$; «**» – $P < 0,01$; «***» – $P < 0,001$.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа изменчивости
мерных морфологических признаков в природной популяции дрозофилы «Иноземцево»

Пол	Сезон	Источник изменчивости	Длина крыла			Длина бедра		
			df	mS	F	df	mS	F
Самки	Весна	Общая	194	1,70		194	1,57	
		Линия	64	2,41	1,78***	64	2,36	1,99***
		Случайная	130	1,35		130	1,18	
	Лето	Общая	197	2,11		197	1,58	
		Линия	65	3,29	2,09***	65	1,97	1,42*
		Случайная	129	1,57		129	1,41	
	Осень	Общая	194	1,36		194	1,09	
		Линия	64	2,19	2,32***	64	1,69	2,13***
		Случайная	130	0,95		130	0,79	
Самцы	Весна	Общая	194	1,92		194	1,57	
		Линия	64	2,54	1,58**	64	2,64	2,53***
		Случайная	130	1,61		130	1,04	
	Лето	Общая	182	2,48		182	2,14	
		Линия	60	3,39	1,66***	60	3,14	1,91**
		Случайная	122	2,04		122	1,65	
	Осень	Общая	176	1,52		176	1,22	
		Линия	58	2,64	2,74***	58	2,01	2,41***
		Случайная	118	0,97		118	0,83	

Эту задачу решали с помощью метода редукции выборки, результаты такой группировки представлены в табл. 4, 5. С помощью критерия «хи-квадрат» показано отсутствие достоверных половых различий генотипической

структуры в различные сезоны года по изменчивости всех четырех исследованных признаков. Ее изменение у особей обоих полов при движении популяции от весны к осени статистически достоверно.

Таблица 4

Генотипическая структура природной популяции дрозофилы
по изменчивости счетных морфологических признаков и ее сезонная динамика

Признак	Показатель	Пол		Самки			Самцы		
		Класс	Н	П	В	Н	П	В	
СЦ	Число линий в классе	весна	20	33	12	16	38	11	
		лето	10	37	19	9	22	31	
		осень	20	40	5	15	26	18	
	CV ₁	весна	8,78±0,439	10,66±0,415	12,90±0,833	9,68±0,541	11,13±0,404	14,47±0,976	
		лето	9,22±0,652	10,24±0,376	13,41±0,688	7,38±0,550	10,14±0,483	15,30±0,614	
		осень	8,41±0,421	10,33±0,365	13,69±1,369	7,06±0,408	9,64±0,423	13,77±0,770	
	CV ₂	весна	6,29±0,141	8,97±0,186	12,17±0,423	6,08±0,287	8,98±0,162	13,24±0,530	
		лето	6,33±0,176	9,02±0,201	12,36±0,355	6,68±0,159	8,83±0,192	12,92±0,383	
		осень	5,95±0,189	8,64±0,154	11,96±0,384	5,87±0,272	8,82±0,196	12,77±0,338	
ВА	Число линий в классе	весна	13	38	14	20	43	2	
		лето	7	41	18	6	51	4	
		осень	10	50	5	11	48	0	
	CV ₁	весна	3,41±0,211	4,64±0,168	6,31±0,377	2,78±0,139	4,97±0,169	6,97±0,213	
		лето	4,17±0,352	4,75±0,166	6,89±0,363	2,56±0,234	5,00±0,157	10,95±0,452	
		осень	3,06±0,153	4,52±0,143	6,43±0,643	2,50±0,169	4,63±0,149	-	
	CV ₃	весна	2,09±0,266	4,13±0,105	6,28±0,133	2,11±0,165	4,44±0,122	6,78±0,155	
		лето	2,29±0,218	4,17±0,108	6,42±0,157	2,07±0,235	4,40±0,109	9,98±1,566	
		осень	2,47±0,098	4,06±0,090	6,39±0,055	2,11±0,259	4,19±0,134	-	

Таблица 5

Генотипическая структура природной популяции дрозофилы
по изменчивости мерных морфологических признаков и ее сезонная динамика

Признак	Показатель	Сезон	Пол			
			Самки		Самцы	
			Генотипический класс		Генотипический класс	
			Н	В	Н	В
ДК	Число линий в классе	весна	28	37	23	42
		лето	38	28	28	33
		осень	48	17	39	20
	CV ₁	весна	3,52±0,149	5,16±0,190	3,39±0,158	5,22±0,180
		лето	3,58±0,130	6,03±0,255	3,79±0,160	5,37±0,209
		осень	3,44±0,111	4,82±0,261	3,38±0,121	5,07±0,253
	CV ₃	весна	3,16±0,077	4,76±0,092	3,00±0,084	4,84±0,107
		лето	3,07±0,059	5,53±0,151	2,98±0,063	5,10±0,140
		осень	2,82±0,065	4,63±0,130	2,73±0,069	4,60±0,135
ДБ	Число линий в классе	весна	24	41	28	37
		лето	26	40	20	41
		осень	39	26	35	24
	CV ₁	весна	2,83±0,129	4,34±0,152	2,91±0,123	4,46±0,164
		лето	2,60±0,114	4,51±0,159	2,89±0,145	4,99±0,174
		осень	2,65±0,095	4,12±0,181	2,70±0,102	4,30±0,196
	CV ₃	весна	2,58±0,059	4,14±0,100	2,47±0,061	4,14±0,119
		лето	2,41±0,054	4,24±0,125	2,44±0,067	4,49±0,152
		осень	2,33±0,046	3,96±0,083	2,41±0,061	4,03±0,112

Анализ изменчивости мерных признаков между сезонами в пределах отдельного класса показал отсутствие достоверных отличий по ДБ. Исключение составили самцы В-класса, у которых CV_1 летом значительно выше, чем весной и осенью, и самки Н-класса, CV_3 которых весной выше, чем летом и осенью. По ДК различия в изменчивости (CV_1) между сезонами в пределах отдельного генотипического класса обнаружены у самок в В-классе, где этот показатель летом был выше, чем весной и осенью. По CV_3 аналогичный анализ показал гораздо более существенные различия. Так, и у самок, и у самцов в Н-классе осенью CV_3 меньше, чем весной и летом, а в В-классе этот показатель летом выше, чем весной и осенью. Сравнение изменчивости (CV_1 и CV_3) мерных признаков между разными классами в пределах одного сезона с помощью критерия Стьюдента показало высокодостоверные отличия, т. е. во всех случаях изменчивость Н-классов была меньше, чем изменчивость В-классов. Половые различия изменчивости мерных признаков в выделенной генотипической структуре отсутствуют.

Определенный интерес представляет сравнение средних арифметических признаков и их изменчивости. Ранее [4] нами было установлено, что в этой популяции летом мухи мелкие, осенью – крупные, а весной их размеры промежуточные. Таким образом, *a priori* можно предполагать, что мелкие мухи обладают высокой изменчивостью, а крупные – низкой. Для проверки этого предположения мы оценили коэффициент корреляции между средними арифметическими и CV , вычисленными по каждой линии (табл. 6).

Таблица 6

Коэффициенты корреляции Пирсона (r) между \bar{x} и CV количественных морфологических признаков и их сезонная динамика

Пол	Сезон	Признак			
		СЩ	ВА	ДК	ДБ
САМКИ	весна	0,24	-0,55	-0,27	-0,29
	лето	0,23	-0,30	-0,24	-0,56
	осень	0,22	-0,47	-0,22	-0,16
	по всем сезонам	0,11	-0,47	-0,35	-0,38
САМЦЫ	весна	0,31	-0,47	-0,15	-0,18
	лето	0,52	-0,44	-0,10	-0,44
	осень	-0,02	-0,24	-0,03	-0,26
	по всем сезонам	0,20	-0,44	-0,23	-0,36

Примечание: жирным шрифтом отмечены показатели статистически достоверной корреляции, простым шрифтом – недостоверные

Оказалось, что у самок по СЩ взаимосвязь отсутствует, по ВА – отрицательна. Другими словами, чем больше ВА, тем ниже изменчивость признака и наоборот. У самцов картина оказалась более интересной. Так, весной и летом взаимосвязь по СЩ положительна, а по ВА – отрицательна, осенью связь между размерами и изменчивостью признаков отсутствует. По мерным признакам у самок по обоим признакам корреляция отрицательна и достоверна весной и летом и недостоверна осенью. У самцов корреляция между средними и CV по ДК не доказана, по ДБ она имеется летом и осенью.

Обсуждение

Для интерпретации результатов анализа CV_1 , CV_2 и CV_3 необходимо определить биологический смысл этих параметров изменчивости. CV_1 представляет собой общую, фенотипическую изменчивость, оценка которой в равной степени зависит и от среднего, и от изменчивости. Этот показатель удобен для анализа общепопуляционной фенотипической изменчивости. Так, по счетным признакам сезонная динамика CV_1 противоположна динамике размеров, т.е. увеличивается от весны к лету и сокращается от лета к осени. По мерным признакам этот показатель не изменяется от весны к лету и сокращается к осени. Такая сезонная динамика близка к ранее обнаруженной нами в отношении плодовитости и реакции на плотность [4], когда было показано последовательное снижение реакции на плотность от весны к лету и далее – к осени. Половые различия четче всего проявляются по счетным признакам, при этом обнаруженная сезонная динамика сильнее проявляется у самцов. В частности, CV_1 летом у самцов намного выше по сравнению с весной и летом, чем это имеет место у самок. По мерным признакам половые различия по CV_1 не выражены. Характерным исключением являются характеристики ДБ у самцов, у которых сезонная динамика аналогична выявленной по счетным признакам. Итак, CV_1 дает лишь общую картину сезонной динамики изменчивости.

Для анализа влияния генетической компоненты на изменчивость размеров тела на общепопуляционном уровне в настоящей работе использован CV_2 , представляющий собой межлинейные различия по размерам тела, но не по их изменчивости. Используя этот показатель, мы установили, что уровень генетической гетерогенности размеров признаков не претерпевает в течение года существенных изменений. Это не

противоречит выводам о наличии отбора по размерам количественных морфологических признаков в исследованной природной популяции дрозофилы, поскольку ранее обнаруженная динамика генотипических классов является количественной. Количество выделенных генотипов по счетным признакам от сезона к сезону стабильно, а по мерным – изменяется несущественно [3; 4].

Наиболее важным для цели настоящей работы является третий показатель – CV_3 , который оценивает «негенетическую» изменчивость. Под «негенетической» обычно понимается изменчивость, определяемая преимущественно флуктуацией условий жизни и может включать несколько форм и, соответственно, подходов к их оценке. Можно выделить как минимум три разновидности такой изменчивости: модификационная, остаточная и флуктуирующая асимметрия (ФА). Некоторые авторы предлагают объединить по крайней мере последние две формы под термином «автономная» изменчивость [10]. Модификационная изменчивость в классической терминологии – это «норма реакции фенотипа», представляющая собой изменение признака в контрастных экологических условиях. Предполагается, что в этом случае исследователь получает максимально широкую «норму реакции», а затем, сравнивая ее показания между генетически отличными линиями или семьями, может объективно судить о генетической детерминации модификационной изменчивости или гетерогенности популяции по ней. Эта форма изменчивости изучена достаточно хорошо [7; 13] и исследовалась нами ранее и как признак «реакция на плотность» у дрозофилы, выражающаяся в подавлении плодовитости плотностью [11], и как фенотипическая пластичность морфометрических признаков у дафнии при изменении количества корма [2]. Эти признаки – не что иное, как «норма реакции» по плодовитости и размерам тела в градиенте условий плотности и количества пищи в популяциях дрозофилы и дафнии соответственно.

Остаточная изменчивость является предметом интенсивных исследований лишь в последние десятилетия. Эта форма изменчивости определяется вариацией количественных признаков у особей в чистых линиях или в клонах клеток при стабильных экологических условиях [9; 14]. Происхождение и сущность этой изменчивости неясны. Мы предположили, что эта форма изменчивости встречается не только у чистых линий, инбредных сортов или клонов,

но и среди генотипов в природной популяции и в настоящей работе предприняли анализ остаточной изменчивости по морфологическим признакам дрозофилы. Действительно, несколько поколений потомства отдельных самок, размножающихся инбредно в константных экологических условиях, дают необъяснимую внутрилинейную изменчивость, которую в настоящей работе и оценивали путем вычисления показателя CV_3 . Если предположить, что эта изменчивость есть лишь статистический артефакт, т. е. банальные ошибки выборки, то достоверных отличий по CV_3 быть не должно, тем более, что количество особей от каждой линии бралось одинаковое. Тогда оценка данного показателя не имеет биологического смысла. Если же межлинейные различия обнаруживаются, то речь идет именно о биологической случайной изменчивости. Как видно из результатов, сезонная динамика показателя CV_3 на общепопуляционном уровне не отличается от динамики CV_1 . Это, а также очень низкие значения CV_2 , свидетельствует о том, что большая часть общей фенотипической изменчивости на общепопуляционном уровне объясняется именно случайной, т.е. внутрилинейной компонентой. Влияние генетического компонента по размерам тела на общепопуляционном уровне выражено значительно слабее. Другими словами, изменчивость оцениваемых признаков настолько велика, что отбор непосредственно по размерам тела был бы значительно менее эффективен, чем отбор по уровню изменчивости признаков. Тем не менее в предыдущих работах нам удалось доказать наличие отбора по размерам количественных морфологических признаков. Естественно, в свете полученных данных представляет интерес возможность исследования сезонного отбора по случайной изменчивости.

Итак, в настоящем исследовании показано, что линии, заложенные от самок из природной популяции, находясь в абсолютно одинаковых условиях, обладали различной изменчивостью количественных морфологических признаков и эти различия наследуются в ряду поколений. Это значит, что мы имеем дело со случайной (остаточной) изменчивостью в биологическом смысле. Кроме того, результаты дисперсионного анализа свидетельствуют о генетических различиях по уровню случайной изменчивости и позволили перейти к оценке генотипической структуры по ней.

Итак, было показано, что такая структура по счетным признакам насчитывает три класса:

H, П и В, характеризующихся генетически детерминированной низкой, промежуточной и высокой случайной изменчивостью. По мерным признакам было выделено только два класса: H и В с генетически обусловленной низкой и высокой изменчивостью. Разное количество классов по случайной изменчивости счетных и мерных признаков хорошо согласуется с ранее полученными результатами [3; 4], согласно которым изменчивость счетных признаков значительно выше (в 1,5 – 2 раза) выше изменчивости по мерным.

Сезонная динамика изменчивости по всем исследованным признакам определяется изменением соотношения H и В классов, но характер этого изменения по счетным и мерным признакам различен. Так по счетным признакам от весны к лету снижается количество генотипов H-класса, а В-класса – увеличивается. Как следствие возрастает и общепопуляционная изменчивость, оцениваемая показателями CV_1 и CV_3 . От лета к осени имеет место обратный процесс, т.е. увеличение числа особей H-класса и уменьшение – В-класса. Такую же динамику имеет признак ДБ у самцов.

Мерные признаки обнаруживают иной характер динамики и, соответственно, иную специфику сезонной перегруппировки генотипической структуры по изменчивости. Так, от весны к лету не происходит никаких существенных изменений генотипической структуры и, как следствие, нет и достоверных изменений изменчивости от весны к лету по мерным признакам. Лишь как тенденцию можно отметить некоторое увеличение числа особей H-класса и уменьшение – В-класса. От лета к осени эта тенденция нарастает и становится уже статистически значимой, поэтому количество линий H-класса осенью максимально, а В-класса – минимально. Таким образом, изменение и общей и случайной изменчивости в исследованной популяции происходит за счет сезонного отбора генотипов, различающихся уровнем случайной изменчивости.

Определенный интерес представляет П-класс по счетным признакам. Поскольку особи, принадлежащие к этому классу, обладают генетически детерминированным промежуточным уровнем случайной изменчивости, а количество линий, принадлежащих к данному классу, в течение всех трех сезонов максимально, то можно предположить, что эта группа генотипов выполняет «буферную» функцию. Другими словами, ее присутствие определяется высоким уровнем изменчивости счетных признаков и

направлено на сглаживание резких колебаний изменчивости в популяции. Как характерную тенденцию, выраженную у самок и отчасти у самцов, отметим постепенное увеличение количества линий, принадлежащих к этому классу, в направлении от весны к лету и далее к осени. Такая же тенденция характерна для H-класса и по мерным признакам. На основании этих наблюдений можно сделать вывод, что в течение периода активной жизнедеятельности происходит с одной стороны, снижение изменчивости, а с другой – стабилизация флуктуаций уровня изменчивости.

Таким образом, схема отбора по размерам признаков хорошо работает в отношении счетных признаков, которые обладают большей изменчивостью и более жесткой генетической детерминацией. Не случайно оценка показателя CV_2 по ним показала более низкие показатели генетической изменчивости осенью по сравнению с весной и осенью. В отношении мерных признаков лучше работает схема отбора не по размерам, а по изменчивости, так как на изменчивость этих признаков гораздо сильнее влияет среда. Так, в предыдущих работах нами было выделено 5 классов генотипов по ДК и три – по ДБ. Причем в течение каждого сезона представлены они не полностью: по ДК, как правило, по три класса, по ДБ – два. Эта картина создает впечатление очень большой изменчивости мерных признаков и существования чрезвычайно эффективного отбора по ним. Эти выводы, очевидно, противоречат фактам. С другой стороны, при анализе такого важного количественного признака, как плодовитость, у дрозофилы из этой популяции из тех же линий не удалось обнаружить генетическую гетерогенность по размерам признака. Такая гетерогенность была обнаружена только при тестировании на контрастных условиях плотности. Интересно, что в этом случае динамика сезонного отбора по изменчивости плодовитости (признак был назван нами «реакцией на плотность») точно такая же, как и обнаруженная здесь по мерным признакам. Это свидетельствует об общности процессов селекционно-генетической регуляции изменчивости мерных признаков и плодовитости в сезонном разрезе.

Сравнительный анализ линейных показателей средних и изменчивости показал, что роль размеров признаков и их изменчивости, в том числе – случайной, в селекционных процессах может быть весьма различной. Так, по признакам с небольшой изменчивостью в пределах

счетных (ВА) и мерных (ДБ) признаков обнаруживается четкая отрицательная корреляция указанных показателей. Это, безусловно, свидетельствует о статистической зависимости. В этих случаях при малой изменчивости, возможно, отбор вполне эффективен и только по размерам. Однако и тут выявленная закономерность не всегда достоверна. Очень интересна ситуация с СЩ: здесь у самцов корреляции между размерами признака и его случайной изменчивостью положительны. Это, бесспорно, может свидетельствовать о генетической взаимосвязи между размером признакам и его изменчивостью. Такое заключение вполне согласуется с общепринятой схемой наследственной детерминации этого хорошо изученного морфологического признакам дрозофилы. О том же свидетельствуют результаты сравнительного анализа показателей CV_1 и CV_3 , вычисленных по каждому из выделенных генотипических классов по случайной изменчивости отдельно. Оказалось, что в большинстве случаев, особенно по мерным признакам, различия в пределах класса между сезонами отсутствовали, что говорит о стабильности выделенных генотипов, и четко отличались друг от друга в пределах каждого сезона. Жесткая генетическая детерминация счетных признаков, особенно ВА, привела к тому, что по ним эти закономерности оказались «смазанными».

Наконец, в остальных случаях налицо отсутствие взаимосвязи между размером и случайной изменчивостью признака. Особенно показателен этот факт в отношении осенней выборки. Ранее нами было установлено [11], что уровень модификационной изменчивости плодовитости при различной плотности детерминируется двумя группами генотипов, названных нами регулируемы (р-типом) и нерегулируемым (н-типом). Количество особей р-типа постепенно сокращается от весны к лету и осенью они почти совсем исчезают, динамика особей н-типа противоположна. На основании концепции отбора по размерам признаков мы предположили, что особи р-типа крупные, так как адаптированы к разреженной плотности и к большому количеству пищи, особи н-типа мелкие, так как адаптированы к условиям загущения. Эта концепция неплохо описывала сезонные изменения весной и летом, но осеннюю динамику, когда размеры тела оказывались максимальными в году в популяции, почти полностью состоящей из особей н-типа, эта концепция объяснить не могла. В таком случае логично предположить, что, если отбор идет все-таки по изменчивости признаков, а не по

их размерам, то генотипы Н-класса по морфологическим признакам соответствуют особям н-типа по плодовитости, а генотипы В-класса по морфологии – р-типу по плодовитости. Такое объяснение выглядит логично, тем более, что на общепопуляционном уровне модификационная изменчивость плодовитости и случайная изменчивость мерных признаков подчиняются общим закономерностям. Важно также отметить, что по плодовитости и реакции на плотность генотипическая гетерогенность популяции была зафиксирована весной и летом, осенью же исследуемая популяция была генетически гомогенна. Как показано в настоящей работе, у самцов межлинейная изменчивость счетных признаков в весенне-летний период была выше, чем в осенний.

Однако можно ли приравнять проанализированную в настоящей работе случайную изменчивость с модификационной по плодовитости? Чтобы выяснить это, мы отобрали по 10 линий р- и н-типов по плодовитости и оценили у самок из этих линий ВА и ДК. Результаты, представленные в таблице 7, свидетельствуют о том, что р-тип по плодовитости обладает высокой остаточной изменчивостью по ВА и ДК, а н-тип, соответственно, низкой остаточной изменчивостью морфологических признаков.

Таблица 7

Изменчивость плодовитости и морфологических признаков у р- и н-особей

Признак	Сезон	Р-тип	Н-тип
Плодовитость (CV, доли)	Весна	1,08±0,010	0,68±0,078
	Лето	0,96±0,023	0,57±0,026
	Осень	0,92±0,019	0,41±0,040
ВА (CV, %)	Весна	3,97±0,659	3,58±0,580
	Лето	4,89±0,485	3,91±0,153
	Осень	4,23±0,358	3,85±0,060
ДК (CV, %)	Весна	4,05±0,367	3,97±0,349
	Лето	3,65±0,348	3,59±0,238
	Осень	3,97±0,460	3,48±0,091

Заключение

Таким образом, полученные результаты позволяют прийти к заключению о принципиальном сходстве генетических процессов, ответственных за модификационную и остаточную изменчивость у количественных признаков. К сходным выводам приходят и другие исследователи [10]. Следовательно, отбор на высокую или низкую модификационную изменчивость может приводить к соответствующему увеличению или сокращению изменчивости остаточной. Этот процесс захватывает не отдельные количественные признаки, а их комплексы.

Литература

1. Босенко Д. В. Влияние личиной плотности на фенотипическую и генетическую изменчивость морфологических признаков *D. melanogaster* / Д. В. Босенко, А. Г. Имашева // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 6. – С. 757–761.
2. Генотипическая структура природной популяции дафнии по фенотипической реакции особей на изменение количества корма / Е. Л. Ермаков [и др.] // Генетика. – 2010. – Т. 46, № 2. – С. 239–248.
3. 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.
4. Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журн. общей биологии. – 2004. – Т. 65, № 1. – С. 39–51.
5. Инге-Вечтомов С. Г. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции / С. Г. Инге-Вечтомов // Чарльз Дарвин и современная биология : тез. докл. Междунар науч. конф. – СПб., 2009. – С. 51–53.
6. Лазебный Е. Б. Личиная плотность и изменчивость размеров в лабораторных культурах *Drosophila melanogaster* / Е. Б. Лазебный, Е. Б. Захарчук, А. Г. Имашева // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 7. – С. 1010–1012.
7. Орбович В. Генетические различия между экотипами *Arabidopsis thaliana* по пластическому ответу на плотность / В. Орбович, А. Тарасьев // Генетика. – 1999. – Т. 35, № 5. – С. 631–640.
8. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.
9. Семёнова Л. А. Остаточная изменчивость морфохронометрических признаков гибридных томатов, ее анализ и возможный механизм возникновения / Л. А. Семёнова, Г. В. Гречаный // Генетика. – 2002. – Т. 39, № 3. – С. 323–331.
10. Тиходеев О. Н. Автономная изменчивость: феномен и возможные механизмы / О. Н. Тиходеев, Т. В. Журина // Экол. генетика. – 2004. – Т. 2, № 2. – С. 3–10.
11. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный [и др.] // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1341–1348.
12. Эколово-генетическая структура популяций дрозофилы (*Drosophila melanogaster*): влияние плотности личинок / В. В. Тараканов [и др.] // Журн. общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 4. – С. 493–500.
13. Leroi A. M. Long-term laboratory evolution of genetic life-history trade-off in *Drosophila melanogaster*. 1. The role of genotype-by-environment interaction / A. M. Leroi, A. K. Chippendale, M. R. Rose // Evolution. – 1994. – Vol. 46, N 4. – P. 1244–1257.
14. Paldi A. Stochastic gene expression during cell differentiation: order from disorder? / A. Paldi // Cellular and Molecular Life Science. – 2003. – Vol. 60, N 9. – P. 1775–1778.

Seasonal dynamics on the residual variability of the quantitative morphological traits in the natural *Drosophila* population

E. L. Ermakov

Research Institute for Biology, Irkutsk State University, Irkutsk

Abstract. The natural *Drosophila* population is genetical heterogeneity on residual variability of the quantitative morphological traits. On the meristic traits high variability in summer was observe, low – in spring and autumn; on the morphometric ones – high in spring and summer and low in autumn. Obtaining seasonal dynamics of the residual variability put by selection on genotypes, which determining high and low variability. The influence on different types of variability by genetical and environmental factors was discussed.

Key words: meristic and morphometric morphological traits, genotype, *Drosophila*, natural population, residual variability, seasonal dynamics.

Ермаков Евгений Леонидович
 Научно-исследовательский институт биологии
 при Иркутском госуниверситете
 664003, г. Иркутск, ул. Ленина, 3, а/я 24
 кандидат биологических наук, научный сотрудник
 тел. (3952)24–30–77
 E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru

Ermakov Evgeny Leonidovitch
 Irkutsk State University
 Research Institute for Biology
 3 Lenin St., Irkutsk, 664003
 Ph. D. of Biology, research scientist
 phone: (3952)24–30–77
 E-mail: ermakov_eugeny@mail.ru