

Ep. 5.18

Ирэна ЯКОБСОН

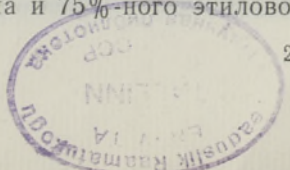
ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У САМОК И САМЦОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ АНАЛИЗЕ СЕМЕЙ В КОНТРАСТНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Посемейный анализ родственников в контрастных экологических условиях — достаточно общий метод, позволяющий оценить эколого-генетическую структуру изменчивости количественных признаков в популяциях растений или животных (Глотов, 1983). Для дрозофилы в качестве контрастных условий предложено использовать различные по питательности среды (Глотов, Тараканов, 1985). Суть разработанной экспериментальной схемы заключается в следующем: от каждой отловленной в природе самки дрозофилы индивидуально получают потомство на обедненной, нормальной и богатой средах. Затем в каждой семье у нескольких особей с каждой среды измеряют ряд количественных признаков. Таким образом схема эксперимента соответствует двухфакторной схеме дисперсионного анализа с повторностями (фиксированный фактор — среда, случайный — семья) (Джонсон, Лион, 1981), что позволяет не только количественно оценить и сопоставить по величине компоненты изменчивости (экологический, генотипический и взаимодействие генотип—среда), но и проанализировать вклад каждой отдельной семьи в общепопуляционный эффект взаимодействия генотип—среда. В проведенных до сих пор экспериментах анализировали особей только одного пола — самок (Глотов, Тараканов, 1985). Поэтому интересно сопоставить результаты, получаемые при параллельном анализе самок и самцов в предложенной схеме эксперимента.

Материал и методика

Разработанная ранее схема эксперимента (Глотов, Тараканов, 1985) в нашей работе несколько упрощена. Во-первых, использованы только две, наиболее контрастные по питательности среды (богатая и обедненная), так как именно в них происходит дифференциация семей по величине вклада во взаимодействие генотип—среда (Тараканов, 1982). Во-вторых, уменьшено число анализируемых в семье особей одного пола до пяти (вместо 8). Эти изменения позволили значительно увеличить общее число проанализированных семей (объем выборки по сравнению с работой предыдущих авторов возрос в 4—5 раз) и провести в семьях параллельный анализ особей разного пола.

От оплодотворенных в природе самок *D. melanogaster*, отловленных в августе 1983 года в станице Убинская Краснодарского края (предгорья Северо-Западного Кавказа), в лабораторных условиях было получено потомство на двух питательных средах: богатой (дрожжи, пивное сусло, манная крупа и сахар) и обедненной (манная крупа и сахар). Для этого самок рассаживали индивидуально по пробиркам одинакового размера с одинаковым количеством корма и последовательно пересаживали для откладки яиц в пробирки с богатой и обедненной средой. Эксперимент проводили при 25 °С. Тестирование начинали одновременно для всех самок. На стадии имаго потомков из каждой пробирки фиксировали отдельно в смеси глицерина и 75%-ного этилового



спирта (1:1). Затем в каждой семье с каждой среды у 5 самок и 5 самцов измеряли длину левого крыла, как расстояние между жилками L_4 и L_5 в единицах шкалы окуляр-микрометра, и подсчитывали сумму стерноплевральных щетинок на левой и правой стороне тела. Всего проанализировано 230 семей, т.е. 1150 самок и самцов на обедненной и богатой средах.

При анализе структуры изменчивости признаков на каждой среде проводили разложение общей изменчивости на изменчивость между семьями и внутри семей (остаточную) — однофакторный дисперсионный анализ, модель II. Долю влияния межсемейной дисперсии оценивали при помощи коэффициента внутрикласовой корреляции (Глотов и др., 1982). Ошибки коэффициентов внутрикласовой корреляции (m_r) вычисляли по формуле

$$m_r = \sqrt{2/n(n-1)(k-1)} \cdot (1-r_w)[1 + (n-1)r_w],$$

где k — число семей; n — число наблюдений в семье; r_w — коэффициент внутрикласовой корреляции (Животовский, 1976).

Общая схема эксперимента соответствует двухфакторной модели дисперсионного анализа с повторностями (Джонсон, Лион, 1981). Остановимся кратко на биологической интерпретации компонентов дисперсии, выделяемых в ходе анализа изменчивости признаков. В пределах каждой отдельной среды условия развития особей однородны, поэтому межсемейная изменчивость как при однофакторном, так и при двухфакторном анализе обусловлена главным образом генетическими различиями между семьями при сравнении внутри каждой из сред. Так как по методике эксперимента каждая семья на каждой среде развивается в отдельной пробирке, то изменчивость, обусловленная случайными неконтролируемыми в эксперименте различиями между пробирками в пределах каждой среды, также интерпретируется как межсемейная. Однако специальный анализ показал, что доля этой изменчивости в общей структуре изменчивости незначительна (Якобсон, Глотов, 1989). Изменчивость между средами в двухфакторном анализе обусловлена экологическими различиями в условиях развития. Компонент взаимодействия семья—среда, следовательно, имеет смысл взаимодействия генотип—среда. Компонент остаточной дисперсии (или внутрисемейной при однофакторном анализе) включает как генотипические различия в пределах семьи, так и совокупность случайных факторов, не контролируемых в эксперименте.

Вычисление вкладов каждой семьи во взаимодействие генотип—среда и анализ доли семей, обуславливающих взаимодействие генотип—среда в популяции, проводили по методу, разработанному Н. В. Глотовым и В. В. Таракановым (1985).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим изменчивость признаков на разных средах у самок и самцов. Представленные данные о распределении самок и самцов по длине крыла и числу щетинок на обедненной и богатой средах показывают, что внешний вид распределения признаков у самок и самцов сходен (рис. 1, 2). Распределения по длине крыла симметричны, для числа щетинок наблюдается некоторая скошенность вправо. В настоящей работе мы не останавливаемся на анализе согласия выборочного распределения с нормальным, хотя внешний вид распределений и структура эксперимента (равенство числа наблюдений в семьях) позволяют надеяться на устойчивость модели дисперсионного анализа в дальнейшей работе (Глотов и др., 1982).

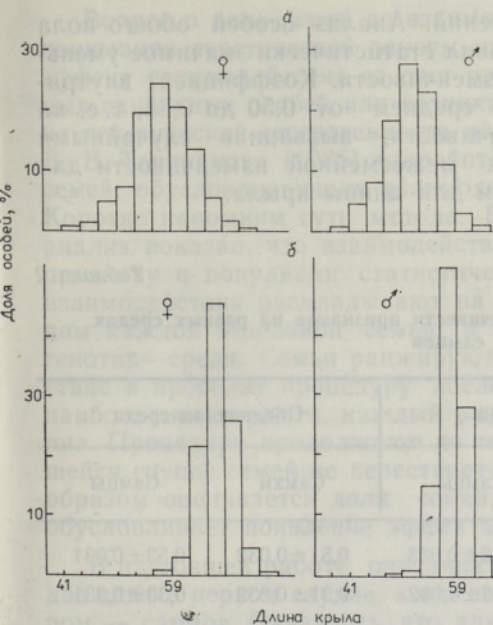


Рис. 1. Распределение самок и самцов по длине крыла на обедненной (а) и богатой (б) средах. Длина крыла в единицах шкалы окуляр-микрометра.

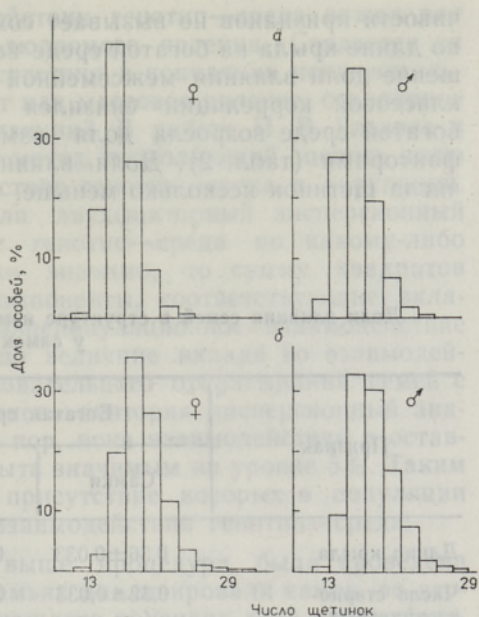


Рис. 2. Распределение самок и самцов по числу стерноплевральных щетинок на обедненной (а) и богатой (б) средах.

Сравнение количественных признаков особей показывает, что как на обогащенной, так и на обедненной среде средние значения признаков у самок превосходят соответствующие показатели у самцов (табл. 1). Несмотря на статистически достоверные различия по средним и дисперсиям, характер изменения этих показателей у самок и самцов при изменении условий развития личинок одинаков. На богатой среде средние значения признаков возрастают, происходит резкое (примерно в 4 раза) уменьшение дисперсии длины крыла, и небольшое, но статистически значимое увеличение дисперсии числа щетинок.

Таблица 1

Изменчивость количественных признаков у самок и самцов дрозофилы на разных средах

Признак	Параметр	Самки		Самцы	
		Обедненная	Богатая	Обедненная	Богатая
Длина крыла	Средняя	57,5±0,15	66,2±0,07	51,2±0,13	57,5±0,06
	Дисперсия	25,6	6,4	18,9	4,5
Число стерноплевральных щетинок	Средняя	17,1±0,15	19,3±0,07	16,7±0,06	18,2±0,07
	Дисперсия	3,4	5,6	4,0	5,7

Однофакторный дисперсионный анализ изменчивости признаков на разных средах показывает, что доля межсемейной изменчивости как у самок, так и у самцов по обоим признакам статистически высокозначимы ($P < 0,001$), т. е. роль генетических различий между семьями в измен-

чивости признаков не вызывает сомнений. Анализ особей обоего пола по длине крыла на богатой среде выявил статистически значимое уменьшение доли влияния межсемейной изменчивости. Коэффициент внутриклассовой корреляции снизился в среднем от 0,50 до 0,35, т. е. на богатой среде возросла доля изменчивости, вызванная случайными факторами (табл. 2). Доля влияния межсемейной изменчивости для числа щетинок несколько меньше, чем для длины крыла.

Таблица 2

Доли влияния семей в структуре изменчивости признаков на разных средах у самок и самцов

Признак	Богатая среда		Обедненная среда	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Длина крыла	0,36±0,033	0,35±0,033	0,51±0,032	0,53±0,031
Число стерноплевральных щетинок	0,32±0,033	0,26±0,032	0,31±0,032	0,30±0,031

Рассмотрим результаты анализа эколого-генетической структуры изменчивости признаков у особей разного пола. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что по длине крыла и числу щетинок у особей обоего пола статистически высокосignификанты все рассматриваемые в эксперименте факторы: среда, семья и взаимодействие семья—среда ($P < 0,001$). По признаку длины крыла в эксперименте удается контролировать около 80% всей изменчивости. Доля влияния среды в среднем по самкам и самцам составляет 60,5%, семьи (генотипа) — 10%, влияния взаимодействия семья—среда (генотип—среда) практически такая же, т. е. 12%. По числу щетинок в эксперименте удается контролировать только около 50% изменчивости (в среднем по самкам и самцам). Доля влияния среды для этого признака ниже и составляет в среднем 23%, семьи — 16,5%, взаимодействия семья—среда — 10% (табл. 3). Как видно из таблицы, структура изменчивости признаков при анализе самок и самцов близка. Во всех случаях доля изменчивости, обусловленной взаимодействием генотип—среда, сопоставима по величине с чисто генотипической изменчивостью.

Таблица 3

Доли влияния факторов в двухфакторной схеме при параллельном анализе самок и самцов в семьях, %

Изменчивость	Длина крыла		Число стерноплевральных щетинок	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Между средами	64,5	56,1	27,9	16,7
Между семьями	9,3	10,8	14,4	18,7
Взаимодействие среда—семья	9,5	13,7	12,0	8,4
Остаточная	16,8	19,4	45,8	56,2

Вопрос о доле семей во взаимодействии генотип—среда важен для понимания генетической основы наблюдаемого явления. Создается ли эффект взаимодействия за счет присутствия в популяции исключительных единичных особей или возникает как массовое явление, основанное на генетической гетерогенности популяции? В работе Н. В. Глотова и В. В. Тараканова (1985) разработан метод, позволяющий оценить долю семей, обуславливающих взаимодействие генотип—среда в популяции. Коротко напомним суть метода. Если двухфакторный дисперсионный анализ показал, что взаимодействие генотип—среда по какому-либо признаку в популяции статистически значимо, то сумму квадратов взаимодействия раскладывают на компоненты, соответствующие вкладам каждой отдельной семьи в общепопуляционное взаимодействие генотип—среда. Семьи ранжируют по величине вклада во взаимодействие и проводят процедуру последовательного отбрасывания семей с наибольшим вкладом, каждый раз вновь повторяя дисперсионный анализ. Процедуру продолжают до тех пор, пока взаимодействие в оставшейся группе семей не перестанет быть значимым на уровне 5%. Таким образом оценивается доля семей, присутствие которых в популяции обуславливает появление эффекта взаимодействия генотип—среда.

В настоящей работе описанная выше процедура была проведена дважды: в первом случае, когда в семьях анализировали самок, во втором — самцов. Оказалось, что для каждого признака доля отбрасываемых семей при анализе самок и самцов примерно одинакова. Для длины крыла она составляет 36% при анализе самок и 40% при анализе самцов, для числа щетинок — 2 и 4% соответственно. Таким образом, оценка доли семей, обуславливающих взаимодействие генотип—среда в популяции, практически не зависит от пола анализируемых особей. Однако этот показатель зависит от природы анализируемого признака. Такая закономерность отмечена ранее (Глотов, Тараканов, 1985) при анализе значительно меньших по объему выборок (35—55 семей). Для таких онтогенетически канализированных мерных признаков как длина крыла, доля семей, обуславливающих взаимодействие генотип—среда, значительно больше, чем для счетных признаков, к которым относится и признак «число стерноплевральных щетинок». Поэтому, видимо, если в случае признака «длина крыла» можно говорить о том, что взаимодействие генотип—среда в популяции создается на основе генетической гетерогенности природной популяции, то для второго признака — «число щетинок», эффект взаимодействия генотип—среда в большей степени обусловлен присутствием в популяции нескольких семей с очень высоким вкладом во взаимодействие. Анализ распределения семей по величине вклада во взаимодействие подтверждает этот вывод.

Мы сопоставили величины вкладов во взаимодействие генотип—среда каждой отдельной семьи. Эти величины получали, анализируя самок и самцов в семье по-отдельности. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между оценками величины вклада семьи во взаимодействие при анализе особей разного пола для длины крыла оказался статистически высокосignificantным: 0,513 ($P < 0,001$), для числа щетинок — невысоким: 0,132 ($P < 0,1$).

Таким образом, для признака «длина крыла» анализ особей одного пола в семье, по-видимому, достаточно точно отражает существующее в популяции распределение семей по величине вклада во взаимодействие генотип—среда и позволяет оценить не только долю семей, но и величину вклада каждой конкретной семьи. Для признака «число щетинок» анализ особей одного пола, видимо, недостаточен в случае оценки величины вклада во взаимодействие каждой конкретной семьи, но приемлем в случае общей оценки доли семей.

Анализ взаимодействия генотип—среда непосредственно связан с

анализом распределения норм реагирования семей в популяции, так как эффект взаимодействия создается за счет присутствия в популяции семей, которые относительно слабо или, наоборот, резко (не параллельно общепопуляционной средней) реагируют на изменение условий развития. Если в качестве меры стабильности семьи взята стандартное отклонение значений среднего для данной семьи на разных средах и построить распределение семей по величине стандартного отклонения, причем строить распределения отдельно для семей с большим вкладом во взаимодействие, и семей с невысоким вкладом, то можно четко дифференцировать три типа норм реагирования особей в популяции: стабильный, типичный и нестабильный (Глотов, Тараканов, 1985). В типичных семьях изменение средних значений признаков происходит параллельно общепопуляционной средней. Для стабильных семей характерно незначительное изменение, для нестабильных — резкое увеличение или уменьшение средних значений при изменении условий развития.

Аналогичным образом мы построили распределение норм реагирования по признаку «длина крыла» при анализе самок и самцов в семье. (Для признака «число щетинок» имелось слишком мало семей с высоким вкладом, поэтому такой дифференцированный анализ распределения стандартных отклонений непоказателен).

Выявлены три типа реагирования семьи на изменение внешних условий: семьи с малым вкладом во взаимодействие генотип—среда — типичные, семьи с высоким вкладом — стабильные и нестабильные (рис. 3). Таким образом, и в нашем случае, несмотря на значительное, почти пятикратное увеличение выборки, семьи четко дифференцируются на три типа реагирования. Распределения, полученные для самок и самцов, внешне очень сходны. Скоррелированный коэффициент сопряженности равен 0,67, что свидетельствует о высокой степени совпадения оценок, получаемых при анализе в семье самок и самцов. Такой результат позволяет нам в дальнейшем при анализе наследования типа реагирования по длине крыла ограничиться анализом особей только одного пола.

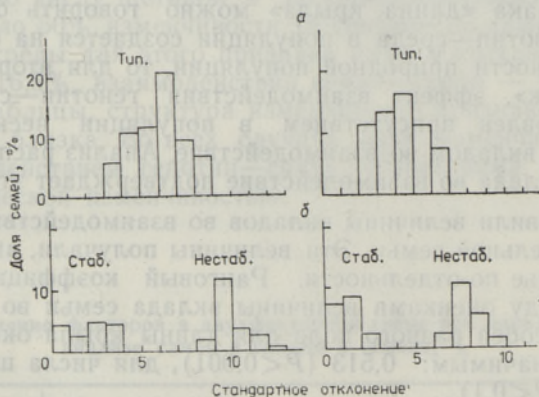


Рис. 3. Распределение стандартных отклонений (изменчивость между средами) для типичных, стабильных и нестабильных семей по признаку длины крыла у самок (а) и самцов (б).

Автор выражает сердечную признательность Н. В. Глову, под чьим руководством проводились статистическая обработка и анализ полученных результатов, и М. И. Рахману за помощь и участие в выполнении статистической обработки результатов.

ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология, 1983, № 1, 3—10.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л., 1982.
- Глотов Н. В., Тараканов В. В. Норма реагирования генотипа и взаимодействие генотип—среда в природной популяции // Ж. общ. биол., 1985, 46, № 6, 760—770.
- Джонсон Н., Лион Ф. Статистика и планирование эксперимента в технике и науке. Методы планирования эксперимента. М., 1981.
- Животовский Л. А. Дисперсионный анализ // Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск, 1976, 58—69.
- Тараканов В. В. Эколого-генетическая изменчивость количественных признаков *Drosophila melanogaster*. Дис. канд. биол. н. Л., 1982.
- Якобсон И. В., Глотов Н. В. Влияние экологических последствий и микрофлуктуаций среды на структуру изменчивости количественных признаков у дрозофилы // Генетика, 1989, XXV, № 7, 1218—1222.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
21/III 1988

Irena JAKOBSON

DROSOPHILA MELANOGASTER'I KVANTITATIIVSETE TUNNUSTE MUUTLIKKUS PEREDE ANALÜÜSIL KONTRASTSETES ÖKOLOOGILISTES TINGIMUSTES

Kontrastsetes ökoloogilistes tingimustes on analüüsitud *D. melanogaster*'i järglasi looduslikust populatsioonist. Emaste ja isaste kvantitatiivsete morfoloogiliste tunnuste (tiiva pikkus ja sternopleuraalne harjakeste arv) paralleelne analüüs esimesel põlvkonnal näitas, et hoolimata sugulise dimorfismi olemasolust on arengutingimuste muutumisel morfoloogiliste tunnuste keskmised väärtused ja tunnuste muutlikkuse struktuur mõlemal sool sarnased. Kvantitatiivsete tunnuste muutlikkuse põhjusena võib välja tuua kolm komponenti: keskkond, genotüüp ning keskkonna ja genotüübi koostoime. Seejuures muutlikkuse ulatuses emastel ja isastel olulisi erinevusi ei leitud. Genotüübi ja keskkonna koostoime mõjutas muutlikkust samal määral kui genotüübiline komponent. Tiiva pikkuse muutumise põhjal õnnestus 36—40% -l peredest ning harjakeste arvu alusel 2—4% -l peredest määrata genotüübi ja keskkonna interaktsiooni mõju. Spearmani korrelatsioonikordaja on emastel ja isastel peredes 0,51 ($P < 0,001$) tiiva pikkuse järgi ja 0,13 ($P < 0,1$) harjakeste arvu järgi. Mõlemat sugu isendite analüüsil on välja selgitatud kolm perede reageerimistüüpi: stabiilne, tüüpiline ja mittestabiilne. Reageerimistüübi selgitamisel ilmes suur kokkulangevus emaste ja isaste peresisese muutlikkuse osas.

Irena JAKOBSON

VARIABILITY OF THE QUANTITATIVE CHARACTERS OF *DROSOPHILA* *MELANOGASTER* FEMALES AND MALES WHEN THE FAMILIES ARE STUDIED IN CONTRASTING ECOLOGICAL CONDITIONS

The progenies of the inseminated females of *Drosophila melanogaster* taken from a natural population were studied in contrasting ecological conditions. The analysis of the variability of the quantitative morphological characters (wing length and sternopleural chaetas number) in F_1 families has revealed that despite the sexual dimorphism, the means and variability structure of the characters change in the same way, when the development conditions change. The environmental, genotypic and genotypic-environmental components of variability were discovered. The estimates of variance components of females and males were approximately equal in value. A component of genotype-environment interaction was approximately equal in value to the genotype component. By wing length the portion of the families which contribute to the genotype-environment interaction amounts to 36 per cent for females and 40 per cent for males. By the sternopleural chaetas number these values amount to 2 and 4 per cent, correspondingly. The Spearman rank correlation coefficient between the estimates of family contribution to the genotype-environment interaction, when the females and males in a family have been studied, comes to 0.51 ($P < 0.001$) for wing length and 0.13 ($P < 0.1$) for the sternopleural chaetas. By wing length of females and males the families have been found which demonstrate one of three different types of reaction: stable, typical and unstable. The great concurrence of the estimates of the family type of reaction was demonstrated when the specimens of different sex were analysed.