

ВЕСТНИК ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

НАУЧНО-ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ИЗДАЕТСЯ С 1946 ГОДА

Выходит 24 раза в год, по четыре номера каждой серии



БИОЛОГИЯ

Выпуск 2

МАЙ

1984



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

УДК 575.1 : 763.79

H. B. Глотов, M. Г. Пешева

**АНОМАЛИИ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛА
И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ
В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

В последние годы все более расширяются генетические исследования количественных признаков в природных популяциях [Parsons P. A., 1975; Глотов Н. В., Магомедмирзаев М. М., 1981]. Важной задачей при этом является изучение изменчивости количественных признаков в полиморфных системах. Это объясняется тем, что основные результаты, на основе которых были сформулированы современные популяционно-генетические представления, получены именно при изучении внутрипопуляционного генетического полиморфизма — по окраске элитр у божьей коровки *Adalia bipunctata*, окраске шкурки у хомяка *Cricetus cricetus*, окраски и полосатости раковин у улитки *Seraea nemoralis*, структуре ферментов и других белков у многих видов животных и растений и т. п. [Тимофеев-Ресовский Н. В. и др., 1973; Гершензон С. М., 1979; Солбриг О., Солбриг Д., 1982].

Начиная с первых популяционно-генетических работ, подробно исследовался полиморфизм по аномалиям жилкования крыла у дрозофилы [Глотов Н. В., 1981]. Этот признак выступает как качественный, дискретный, но обусловлен он действием множества мутантных генов с неполной пенетрантностью и слабой экспрессивностью, которыми буквально насыщены природные популяции [Дубинин Н. П., 1948].

Настоящая работа посвящена изучению количественных морфологических признаков у самок *Drosophila melanogaster* из природной популяции, имеющих нормальное и аномальное жилкование крыла.

Материал и методика. Сбор мух в природной популяции проводили в августе 1980 г. и августе — сентябре 1981 г. в садах станицы Убинская Краснодарского края (Северо-Западный Кавказ). Оплодотворенных в природе самок рассаживали индивидуально на трое суток в стаканчики со средой, приготовленной на 16%-ном сусле с

добавлением 40 г дрожжей на 1 л среды. Дочерних самок от каждой родительской самки фиксировали при достижении ими возраста 3—5 дней в смеси, состоящей из равных частей глицерина и 70%-го этилового спирта. Получен материал от 55 самок, отловленных в 1980 г. (выборка I) и от 139 самок, отловленных в трех сроках 1981 г. (выборки II—IV).

Крылья зафиксированных особей вначале просматривали под бинокуляром на наличие аномалий жилкования, нанося каждую аномалию на схему крыла с нормальным жилкованием. Затем у всех мух с аномалиями и у такого же числа мух без аномалий в данной семье учитывали следующие количественные морфологические признаки: 1) число веточек аристы — подсчитывали слева и справа, для анализа брали среднее значение; 2) число стернopleвральных щетинок — суммарно слева и справа; 3) длину бедра третьей пары ног — измеряли слева и справа, для анализа брали среднее значение; 4) расстояние между концами продольных жилок L_4 и L_6 — измеряли слева и справа, для анализа брали среднее значение; этот признак для краткости в дальнейшем обозначали как длина крыла; 5) число абдоминальных щетинок — суммарно на 4-м и 5-м сегментах. Измерения проводили под бинокуляром МБС-1 с помощью окуляра-микрометра.

Вычисляли средние и ошибки средних для всех 292 самок с аномалиями жилкования и такого же числа самок без аномалий. Для семей, в которых обнаружены две или более самки с аномалиями, проводили двухфакторный дисперсионный анализ. Семьи, имеющие по одной особи с аномалиями, в дисперсионный анализ не включали, поскольку целью анализа является обнаружение влияния не только собственно факторов, но и их взаимодействия. Первый фактор (фиксированный) — аномалии жилкования с двумя градациями (отсутствие аномалий — отсутствие), второй фактор (случайный) — семьи с числом градаций (семьи) 15 в выборке 1980 г., 7, 12 и 24 в трех выборках 1981 г. Число повторных наблюдений в 19 семьях равнялось двум, в 18 — трем, в 21 — от 4 до 19. Таким образом, имели смешанную модель для пропорционального комплекса [Сnedekor Дж. У., 1961].

Результаты и обсуждение. Используемая нами классификация аномалий жилкования описана ранее [Пешева М. Г., Глотов Н. В., 1983]. Все аномалии жилкования у потомков особей из природной популяции были простыми: чаще всего встречаются ответвления от L_5 и рес, укорочение или редукция L_5 , добавочные жилки к L_5 .

В табл. 1 приведены средние значения признаков у мух, имеющих аномалии жилкования. Средние варьируют от выборки к выборке, но в пределах каждой выборки у мух с нормальным и аномальным жилкованием средние практически совпадают. Лишь для числа абдоминальных щетинок в одной выборке (11) разница статистически значима на 5%-ном уровне.

Таблица 1. Средние значения признаков у самок дрозофилы, имеющих (+) и не имеющих (—) аномалии жилкования

Признак	Аномалии жилкования	Выборка			
		I	II	III	IV
Число веточек аристы	+	9,7 ± 0,06	9,7 ± 0,07	9,7 ± 0,09	9,8 ± 0,05
	—	9,9 ± 0,05	9,7 ± 0,08	9,8 ± 0,06	9,7 ± 0,05
Число стерноплевральных щетинок	+	19,9 ± 0,19	19,3 ± 0,32	20,1 ± 0,26	19,6 ± 0,14
	—	19,8 ± 0,17	18,6 ± 0,31	20,1 ± 0,34	19,6 ± 0,22
Длина бедра	+	52,4 ± 0,14	50,9 ± 0,22	53,1 ± 0,15	52,8 ± 0,12
	—	52,7 ± 0,14	50,5 ± 0,32	53,0 ± 0,14	52,8 ± 0,10
Длина крыла	+	70,3 ± 0,33	65,0 ± 0,44	69,8 ± 0,32	67,9 ± 0,28
	—	70,3 ± 0,21	65,3 ± 0,50	69,6 ± 0,26	68,0 ± 0,22
Число абдоминальных щетинок	+	43,1 ± 0,38	40,0 ± 0,57	42,6 ± 0,41	43,4 ± 0,42
	—	42,2 ± 0,41	41,9 ± 0,62	42,5 ± 0,43	42,4 ± 0,38

Сравнение средних, однако, затушевывает эффекты разных семей. Более информативны результаты двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 2). Можно видеть, что в отдельных случаях действие фактора аномалии выявляется на 5%-ном уровне значимости. Гораздо чаще, как это хорошо известно для тех же количественных признаков, изучавшихся в той же природной популяции [Тараканов В. В. и др., 1982], обнаруживается влияние семейств. Обратим внимание, что передко статистически высокозначимо влияние взаимодействия аномалии — семья. При этом наблюдается довольно нетипичная для биометрического анализа картина: влияние взаимодействия значимо, когда не значимо влияние одного, а в одном случае даже обоих факторов (длина бедра в выборке IV). При этом для фактора аномалии вычисленное по экспериментальным данным значение F оказывается часто меньше единицы. Чем объясняется

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа изменчивости количественных признаков

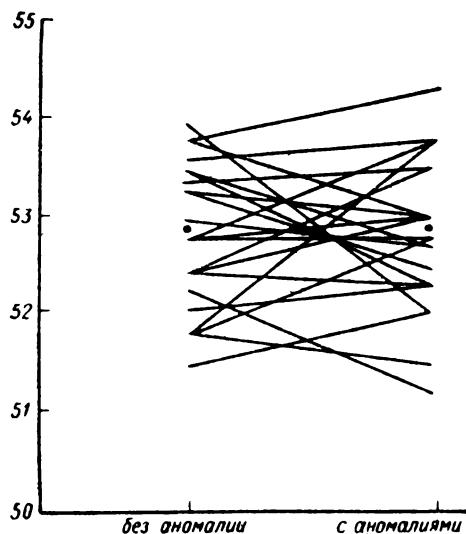
Признак	Выборка	Аномалии жилкования	Семьи	Взаимодействие
Число веточек аристы	I		+++	
	II			
	III			
	IV	+		
Число стернopleвральных щетинок	I		+++	+++
	II	+	+++	+++
	III		+++	+++
	IV		+	+++
Длина бедра	I	+	+++	
	II		+	
	III		+++	
	IV			+++
Длина крыла	I		+++	+++
	II		+++	+++
	III		++	
	IV		+++	
Число абдоминальных щетинок	I		+	
	II		+	
	III		+++	++
	IV			

Примечание: + — $P < 0.05$; ++ — $P < 0.01$; +++ — $P < 0.001$.

ется такая структура? Скорее всего, в популяции действует какой-то неконтролируемый фактор, связанный в разных семьях по-разному с аномалиями жилкования. Определяемая этим фактором изменчивость будет улавливаться не компонентой остатка, а компонентой взаимодействия [Животовский Л. А., 1979]. Другими словами, влияние аномалий будет искусственно занижаться.

Суть взаимодействия аномалии-семьи разъясняется на рисунке. Разные семьи показывают очень разные значения признака для самок с аномалиями и без аномалий: в некоторых семьях средние практически совпадают, в других — меньше у мух с аномалиями, в других — больше. Между тем средние по всем семьям для мух с аномалиями и без аномалий практически совпадают. Точно такая же структура изменчивости обнаружена при изучении количественных признаков в совершенно другой полиморфной системе — по структуре цветка у примулы [Глотов Н. В., Арнаутова Г. И., 1981].

Таким образом, связь полиморфизма по аномалиям жилкования крыла с изменчивостью количественных признаков в природной популяции дрозофилы несомненна. Однако связь эта не прямая, генетические или онтогенетические факторы, приводящие к формированию аномалий жилкования, как правило, не влияют однозначно на величину количественных признаков. Изучаемые связи проявляются по-разному для разных генотипов (семей). Таким образом, в природной популяции слагается своеобразная система взаимодействия генотип — среда, обеспечивающая относительную устойчивость генетически гетерогенной популяции, обитающей в неоднородной среде.



Средние значения длины бедра у мух из разных семей.

Прямые соединяют средние одной семьи, крупные точки — среднее по всем семьям (выборка IV).

Авторы выражают сердечную признательность В. В. Тараканову и В. В. Тишкуну, проводившим сборы дрозофилы в природе; М. И. Рахману за помощь в организации машинной обработки результатов.

Summary

The analysis of some quantitative characters (the number of arista branches, wing length, hip length, the number of sternopleural bristles, the number of abdominal bristles) has been performed in the individual progenies of females from the natural population separately for descendants having some or no wing venation abnormalities. The mean values of the characters showed no difference. The analysis of variance sometimes demonstrates significant influence of the abnormality factor, very often the family factor and sometimes the interaction of these factors. The flies with and without abnormalities from different families have different comparative values of the quantitative characters: equal or different in both directions.

Литература

Гершензон С. М. Основы современной генетики. Киев, 1979. 506 с.—Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики.—В кн.: Исследования по генетике. Вып. 9. Л., 1981, с. 85—105.—Глотов Н. В., Арнаутова Г. И. Полиморфизм по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii* Hoffm.—В кн.: Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. Махачала, 1981, с. 81—89.—Глотов Н. В., Магомедмирзаев М. М. Естественноисторическая дифференциация территории и популяционная изменчивость растений.—В кн.: Вопросы общей генетики: Труды XIV Международн. генетического конгресса. М., 1981, с. 45—52.—Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции биологических систем в процессах эволюции популяций.—Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 3, с. 203—244.—Пешева М. Г., Глотов Н. В. Проявление аномалий жилкования крыла в теплоустойчивой линии *Drosophila melanogaster* при разных температурах развития.—Вестн. Ленингр. ун-та, 1983, № 21, с. 81—85.—Снедекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., 1961, с. 351—355.—Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982. 488 с.—Тараканов В. В., Камано Б., Ляшенко А. Н. Изучение количественных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster*.—В кн.: Четвертый съезд Всесоюз. общ.-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., ч. 3. Кишинев, 1982, с. 204—205.—Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 277 с.—Parsons P. A. Quantitative variation in natural populations.—Genetics, 1975, vol. 79, N 1, p. 127—136.

Статья поступила в редакцию 23 декабря 1982 г.