

ISSN 0013—2144

EESTI TEADUSTE AKADEEMIA
TOIMETISED

PROCEEDINGS

OF THE ESTONIAN ACADEMY
OF SCIENCES



BIOLOGIA
BIOLOGY

1994

43 / 4

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИЗМЕНЧИВОСТИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ДРОЗОФИЛЫ, ЗАЛОЖЕННЫХ ОТ МУХ С РАЗНОЙ НОРМОЙ РЕАКЦИИ ГЕНОТИПА

Ирэна ЯКОБСОН^а, Николай ГЛОТОВ^б

^а Eesti Teaduste Akadeemia Eksperimentaalbioloogia Instituut (Институт экспериментальной биологии Академии наук Эстонии). Instituudi tee 11, EE-3051 Narku, Narjumaа, Eesti (Эстония)

^б Биологический НИИ Санкт-Петербургского государственного университета. Россия, 198904 Старый Петергоф, Санкт-Петербург, Ораниенбаумское шоссе, 2

Представил Р. Тейнберг

Поступила в редакцию 20/VI 1994; принята к печати 4/VII 1994

Аннотация. Изучена эколого-генетическая структура изменчивости длины крыла у самок *Drosophila melanogaster* в экспериментальных ящичных популяциях, основанных от особей (семьи F₁ от оплодотворенных в природе самок дрозофилы) с разным типом нормы реакции признака. Тип нормы реакции определен по результатам тестирования в контрастных экологических условиях как стабильный, типичный или нестабильный. Изучено четыре типа популяций: экспериментальные, основанные отдельно от стабильных, типичных или нестабильных семей, и контрольные, основанные от совокупности семей разного типа, взятых в соотношении, характерном для природной популяции.

Показано, что популяции разного типа имеют сходную структуру изменчивости признака, несмотря на заданные условиями эксперимента различия по структуре между группами семей-основателей популяций разного типа. Распределения семей по норме реакции длины крыла в разнотипных популяциях имеют сходный и не зависящий от типа нормы реакции семей-основателей вид, но отличаются от наблюдаемого в исходной природной популяции.

Ключевые слова: норма реакции, изменчивость количественных признаков, популяция, дрозофила.

ВВЕДЕНИЕ

Экспериментальный анализ нормы реакции генотипа предполагает параллельный подход к решению проблемы: испытание множества разных генотипов в однородной среде и испытание генотипически идентичных особей в разных условиях. При этом желательно охватить все возможные условия, в которых могут находиться особи данного вида. Однако на практике поддается изучению только норма реакции частично контролируемого генотипа по отдельным признакам фенотипа в некотором контролируемом диапазоне условия (Gupta, Lewontin, 1982).

Одним из методов изучения нормы реакции в популяциях является метод посемейного тестирования особей в контрастных экологических условиях, предложенный для анализа изменчивости количественных признаков в природной популяции (Глотов, 1983). Частичное контролирование генотипа достигается отслеживанием степени родства, а экологическая контрастность подразумевает охват от наихудших до оптимальных условий для данного вида. Зная характеристики семей в нескольких различных условиях развития, можно оценить норму реакции каждой отдельной семьи (генотипа). Тогда анализ выборки в целом позволяет строить распределение норм реагирования семей в популяции. Схема эксперимента соответствует двухфакторной модели дисперсионного анализа с повторностями (Джонсон, Лион, 1981). Поэтому общую изменчивость анализируемого признака (σ^2) можно разложить на следующие компоненты

$$\sigma^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_E^2,$$

где σ_A^2 — изменчивость между средами, σ_B^2 — изменчивость между семьями, σ_{AB}^2 — изменчивость, обусловленная взаимодействием среда—семья, σ_E^2 — остаточная изменчивость.

Появление статистически значимого эффекта взаимодействия генотип—среда (семья—среда) свидетельствует о том, что вклады двух факторов в формирование признака не аддитивны. Этот эффект является следствием разнообразия норм реагирования генотипов в популяции. Таким образом, изучение нормы реакции пересекается с анализом гетерогенности популяции по количественным признакам. Одновременно с анализом распределения норм реагирования генотипов можно получать количественную оценку компонентов изменчивости признака.

В экспериментах с дрозофилой в качестве контрастных экологических условий предложено использовать питательные среды, резко различающиеся по условиям развития личинок мух (Глотов, Тараканов, 1985). Хорошо отработанная схема (Якобсон, Глотов, 1989; Якобсон, 1989) позволяет на основе анализа эколого-генетической структуры изменчивости признака и учета вклада каждой семьи в общепопуляционное взаимодействие среда—семья четко дифференцировать в популяции три типа нормы реакции семей: типичный, когда изменение признака происходит параллельно прямой, соединяющей популяционные средние в разных условиях; стабильный, характеризующийся относительно слабыми изменениями признака, и нестабильный, дающий резкое изменение признака при смене условий развития.

Такие семьи с разным типом нормы реакции длины крыла были выделены из природной популяции. Семьи одного типа запускали в популяционный ящик с тем, чтобы сформировать экспериментальные популяции дрозофилы (Якобсон, Глотов, 1994). В настоящей работе представлены результаты сравнительного анализа эколого-генетической структуры изменчивости длины крыла и характера распределений норм реагирования этого признака в таких популяциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали изменчивость и норму реакции длины крыла в стабильной, типичной, нестабильной и контрольной популяциях, каждая из которых была представлена двумя ящичными популяциями, имеющими общее происхождение. Популяции были обозначены по типу нормы реакции

длины крыла семей-основателей (F_1 от отловленных в природе оплодотворенных самок дрозофилы). Основу типичной популяции составили семьи, в которых изменение признака при смене условий происходит параллельно популяционным средним. В стабильную популяцию попали семьи, характеризующиеся относительно слабой реакцией, а в нестабильную популяцию — семьи с относительно резким изменением признака при смене условий развития. Основу контрольной популяции составили семьи всех трех типов в соотношении, близком к наблюдаемому в природной популяции. Все восемь популяций были основаны одновременно и на протяжении эксперимента находились в одинаковых условиях. Способ формирования стартовых групп и условия содержания популяций подробно описаны ранее (Якобсон, Глотов, 1994).

Выборки самок из популяций тестировали на протяжении года четыре раза в контрастных экологических условиях. Первое тестирование было проведено через 4,5 месяца, второе — через 5,5 месяца, третье — через 9 месяцев и четвертое — через 13,5 месяца с момента основания популяций. Таким образом, интервал между первым, третьим и четвертым тестированием составил 4,5 месяца, т. е. за это время успевало смениться примерно 6—7 поколений, если считать, что продолжительность жизни поколения в ящичной популяции не превышает 2,5—3 недели (Merrell, 1953; Frydenberg, 1964). При первом и втором тестировании из каждой популяции брали по 150 самок, при последующих — по 200 самок.

Тестирование всех самок, отловленных из восьми экспериментальных популяций, проводили одновременно. Схема эксперимента была той же, что и при выделении семей-основателей с разным типом нормы реакции из природной популяции. Самок рассаживали по индивидуальным стаканчикам и последовательно переносили для откладки яиц на обедненную и богатую среды (Глотов, Тараканов, 1985). Всех особей F_1 в возрасте 8—9 дней помещали в фиксирующую жидкость (глицерин и 75%-ный спирт, 1:1), после чего измеряли у них расстояние между жилками L_4 и L_5 (в единицах шкалы окуляр-микрометра при 56-кратном увеличении), принимая его за длину крыла.

В каждой семье измеряли по три самки с каждой среды. Семьи, в которых на одной из сред оказывалось меньше трех самок, из анализа исключали. Число семей, проанализированных в каждой популяции при каждом тестировании, приведено в табл. 1. Всего было измерено 6228 самок из 1038 семей.

Таблица 1

Число семей, прошедших тестирование на контрастных экологических фонах

Тестирование	Популяция							
	Контрольная		Стабильная		Типичная		Нестабильная	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	26	20	25	24	17	38	37	13
2	32	36	26	20	25	27	52	26
3	33	57	28	34	25	28	24	21
4	58	41	46	32	37	35	40	55
Всего	303		235		232		268	

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ результатов начнем с характеристики средних значений длины крыла на разных средах у потомков F_1 от самок из ящичных популяций. Средние популяций разного типа графически показаны на рис. 1. Начальная точка каждой кривой отвечает среднему значению признака на данной среде у мух-основателей соответствующей популяции. Верхний пучок кривых характеризует длину крыла у самок, развившихся на богатой среде, нижний — на обедненной. Очевидно, что как на старте, так и на протяжении всего эксперимента средние значения признака на разных средах значительно различаются. Однако резкие различия по длине крыла на обедненной среде между стартовыми группами сглаживаются уже при первом тестировании. Кривые, характеризующие длину крыла в популяциях разного типа, ведут себя сходным образом.

Для сравнения средних значений признака в разных популяциях по результатам каждого тестирования проводили трехфакторный дисперсионный анализ. На каждой среде сопоставляли изменчивость средних между популяциями разного типа, между повторными популяциями одного типа и между семьями в каждой популяции. В табл. 2 приведены сводные результаты, характеризующие уровень значимости контролируемых факторов на разных средах в разные сроки. Во всех без исключения случаях значимой оказывается межсемейная (генотипическая по схеме эксперимента) изменчивость. Значимость других факторов — тип популяции и повторность — проявляется нерегулярным образом. При первом тестировании влияние обоих факторов не значимо, а при втором на обоих средах значимыми оказываются даже различия между повторными популяциями одного типа. При следующем тестировании на обедненной среде эти различия исчезают, а при четвертом на обедненной среде существенными оказываются различия между популяциями разного типа. Полученные результаты не дают оснований для вывода о том, что популяции разного типа различаются по среднему значению длины крыла на разных средах.

Изменчивость длины крыла на разных средах у особей F_1 от самок из популяций разного типа изучали следующим образом. Для каждого типа популяций на основе данных по двум повторным популяциям вычисляли средние значения дисперсий длины крыла на каждой среде при каждом тестировании. Осреднение проводили с учетом числа степеней свободы соответствующих дисперсий. Полученные значения анализировали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа, сопоставляя изменчивость дисперсий во времени и между популяциями разного типа (смешанная модель, случайный фактор — время). Для стабилизации дисперсий использовали логарифмическое преобразование данных (Снедекор, 1961). Анализ не выявил существенных различий по амплитуде изменчивости на богатой среде ни между популяциями разного типа, ни между разными временными точками (табл. 3). Аналогичный анализ дисперсий на обедненной среде показал, что в этом случае различия между разными сроками тестирования оказываются статистически значимыми, однако трудно выявить какую-либо тенденцию в характере изменения дисперсий.

Схема эксперимента, в основе которой лежит посемейное тестирование в контрастных условиях, соответствует смешанной модели двухфакторного дисперсионного анализа (фиксированный фактор — тип популяции, случайный — время анализа). Это позволяет разложить изменчивость анализируемого признака на четыре компонента: изменчивость между средами, изменчивость между семьями, изменчивость, обусловленную взаимодействием среда—семья, и остаточную изменчи-

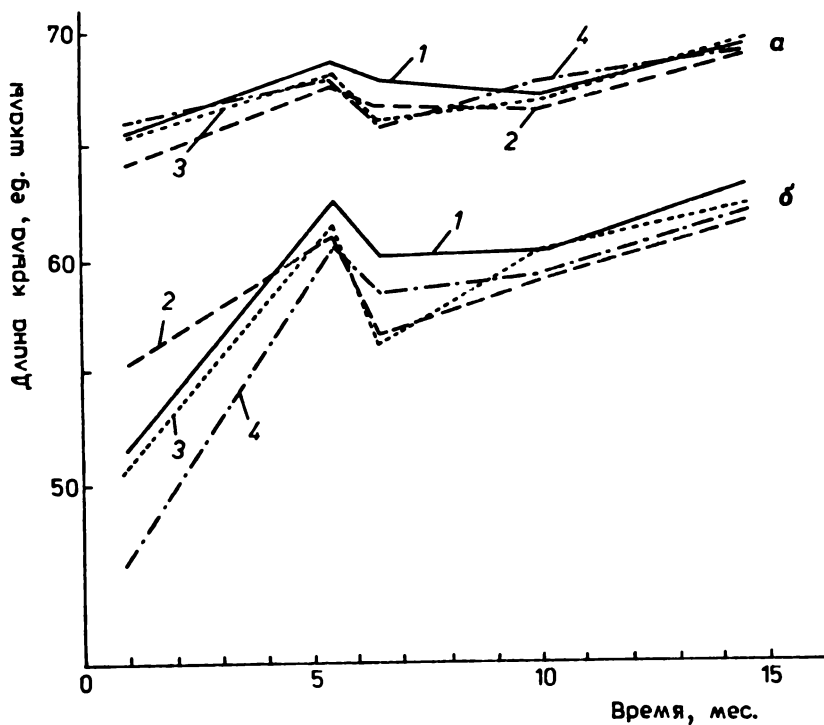


Рис. 1. Длина крыла у самок дрозофилы в семьях F_1 на богатой (а) и обедненной (б) средах. Семьи F_1 получены от самок из контрольных (1), стабильных (2), типичных (3) и нестабильных (4) популяций.

вость. Смысл компонента дисперсии между средами очевиден. Компонент дисперсии между семьями включает главным образом генетические различия при сравнении на каждой из сред. Поэтому третий компонент дисперсии — взаимодействие семья—среда — имеет смысл взаимодействия генотип—среда. Компонент остаточной дисперсии включает как генетические различия в пределах семьи, так и совокупность случайных факторов, не контролируемых в эксперименте: стохастические флуктуации признака в онтогенезе, различия в микросредах и т. д.

Для каждой из восьми популяций по результатам каждого тестирования отдельно проводили двухфакторный дисперсионный анализ. Таким образом, он был проведен 32 раза. Во всех случаях статистически высоко значимым оказалось влияние среды ($P < 0,001$). В 12 случаях из 32 значимым было влияние семьи ($P < 0,05-0,001$) и в 30 вариантах — взаимодействие семья—среда ($P < 0,01-0,001$). Только в одной из популяций нестабильного типа ни разу на протяжении эксперимента не была значимой межсемейная дисперсия, однако в двух точках из четырех при этом значимым было взаимодействие семья—среда. В табл. 4 приведены усредненные для каждого срока тестирования по двум повторным популяциям одного типа компоненты дисперсии. Усреднение проводили с учетом числа степеней свободы для каждого компонента.

Сравнение компонентов изменчивости в популяциях разного типа проводили при помощи двухфакторного дисперсионного анализа, исследуя как изменчивость абсолютных значений компонентов дисперсии,

Значимость факторов в структуре изменчивости длины крыла на разных средах
в разные сроки тестирования

Тести- вание	Среда	Фактор		
		Тип популяции	Повторность	Семья
1	обедненная	—	—	+++
	богатая	—	—	+++
2	обедненная	—	+++	+++
	богатая	—	+++	+++
3	обедненная	—	—	+++
	богатая	—	++	+++
4	обедненная	++	—	+++
	богатая	—	+	+++

$P < 0,05$ (+), $P < 0,01$ (++) , $P < 0,001$ (+++) , $P > 0,05$ (-).

Таблица 3

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости дисперсий
длины крыла на разных средах

Среда	Источник вариации	Число степеней свободы	Средний квадрат	F	P
Обедненная	Время	3	0,0454	13,797	<0,001
	Тип популяции	3	0,0088	2,664	>0,1
	Ошибка	9	0,0033		
Богатая	Время	3	0,0040	1,082	>0,1
	Тип популяции	3	0,0058	1,570	>0,1
	Ошибка	9	0,0037		

так и их доли влияния в общей структуре изменчивости. В первом случае использовали логарифмическое преобразование исходных значений, во втором — преобразование вида $2\arcsin\sqrt{p}$ (Снедекор, 1961). Значения компонентов в повторных популяциях одного типа рассматривали как два повторных наблюдения в ячейке (смешанная модель, случайный фактор — время). Получили следующие результаты: межсредовая и межсемейная дисперсии значимо меняются во времени ($P < 0,05—0,01$), а между типами популяций значимых различий выявить не удалось ни по одному из компонентов. Анализ долей влияния соответствующих дисперсий показал, что значимо меняется во времени только доля межсемейной дисперсии ($P < 0,05$). Для межсредовой дисперсии значимым оказалось взаимодействие популяция—время анализа ($P < 0,05$). Однако и в этом случае ни по одному из компонентов существенных различий между популяциями разного типа выявлено не было. Поэтому для каждого срока тестирования вычисляли среднее (по восьми популяциям) значение для каждого компонента дисперсии (табл. 4).

Доли влияния факторов в двухфакторной схеме анализа изменчивости длины крыла в разных популяциях, %

Тестиру- вание	Популяция	Изменчивость			
		между средами	между семьями	взаимодействия среда—семья	остаточ- ная
1	контрольная	58,1	17,8 (++)	9,0 (+++)	15,0
	типичная	54,7	16,9 (+)	9,1 (++)	19,4
	стабильная	56,1	14,1 (+)	15,9 (+++)	13,9
	нестабильная	65,9	9,3	9,8 (+++)	15,0
	Среднее	58,7	14,3	11,2	15,8
2	контрольная	60,3	10,9 (+)	9,9 (++)	18,9
	стабильная	70,6	7,4	9,9 (+++)	12,2
	типичная	71,2	9,3 (+)	7,6 (++)	11,9
	нестабильная	59,4	10,4	10,6 (+++)	19,7
	Среднее	65,8	9,5	9,5	15,7
3	контрольная	57,8	6,8	11,7 (+++)	23,8
	стабильная	58,1	12,9	12,9 (+++)	16,4
	типичная	54,4	10,7 (+)	10,5 (+++)	24,4
	нестабильная	68,8	6,5	5,5 (++)	19,2
	Среднее	59,4	9,1	10,5	20,9
4	контрольная	60,1	8,8 (+)	11,6 (++)	19,5
	стабильная	66,0	11,7 (++)	6,4 (+++)	16,0
	типичная	69,0	6,1	8,7 (+++)	15,9
	нестабильная	65,8	8,6 (++)	8,6 (+)	17,0
	Среднее	65,1	8,9	8,8	17,1

Примечание. В скобках указаны уровни значимости соответствующих компонентов, полученные при анализе повторностей. Для межсредовой изменчивости $P < 0,001$ во всех случаях.

$P < 0,05$ (+), $P < 0,01$ (++) , $P < 0,001$ (+++).

Полученные результаты интересно сопоставить со структурой изменчивости длины крыла в группах семей, от которых были основаны экспериментальные популяции (табл. 5). Различия по структуре изменчивости в этих группах обусловлены способом их формирования: отбирали семьи, реагирующие на изменение условий сходным образом, т. е. стабильные, типичные и нестабильные семьи. Поэтому в каждой из этих групп взаимодействие семья—среда близко к нулю. В контрольной группе, которая состояла из семей трех типов, не только взаимодействие семья—среда, но и остальные компоненты изменчивости оказались по величине близкими к наблюдаемым в исходной природной популяции. Различия по структуре изменчивости в группах семей с разным типом нормы реакции обусловлены разной величиной межсредовой изменчивости, т. е. разной реакцией семей соответствующего типа на смену условий развития. Межсредовая дисперсия для

Сравнительная характеристика компонентов дисперсии при двухфакторной схеме анализа изменчивости длины крыла в исходной природной популяции и в группах семей-основателей популяций разного типа

Популяция	Изменчивость			
	между средами	между семьями	взаимодействия среда—семья	остаточная
Природная	101,3	4,1	5,4	10,3
	83,6	3,4	4,5	8,5
Контрольная	100,4	4,2	5,3	13,5
	81,5	3,3	4,3	9,6
Стабильная	40,6	4,5	0,2	10,1
	73,2	8,2	0,3	18,3
Типичная	111,3	3,7	0,9	12,4
	86,7	2,9	0,7	9,7
Нестабильная	181,2	2,3	0,2	9,8
	93,8	1,2	0,1	5,0

Примечание. Приведены абсолютные значения компонентов дисперсии (первая строчка) и доли их влияния (%) в общей структуре изменчивости (вторая строчка).

стабильных семей почти в 4,5 раза меньше соответствующей дисперсии для нестабильных семей. Доля генотипической изменчивости наименьшей оказывается среди нестабильных семей.

Однако уже при первом тестировании популяции разного типа показывают одинаковую структуру изменчивости длины крыла (табл. 4). Во всех популяциях отмечается статистически значимое взаимодействие семья—среда, причем доля этого компонента сопоставима по величине с генотипической изменчивостью. Доля влияния среды снижается, и возрастает доля генотипической изменчивости, которая при последующем тестировании проявляет значимую тенденцию к снижению.

Параллельно с анализом структуры изменчивости длины крыла изучали норму реакции этого признака в популяциях. За меру последней было взято стандартное отклонение значений среднего для данной семьи на разных средах (Глотов, Тараканов, 1985). На рис. 2, а показано распределение стандартных отклонений для семей в исходной природной популяции. Как видно, группы семей, давшие начало стабильной, типичной и нестабильной популяциям, исходно значительно различались по величине среднего стандартного отклонения значений признака в семье на разных средах.

Для каждого типа популяций было вычислено среднее значение стандартного отклонения в каждой из четырех временных точек, когда проводили тестирование. Полученные значения сравнивали при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель, фиксированный фактор — тип популяции, случайный — время анализа). Результаты представлены в табл. 6. Различия между популяциями разного типа оказались не существенными. Уже через 6—7 поколений с момента основания (1-е тестирование) популяции, заложенные от групп особей с разной нормой реакции длины крыла, не различались

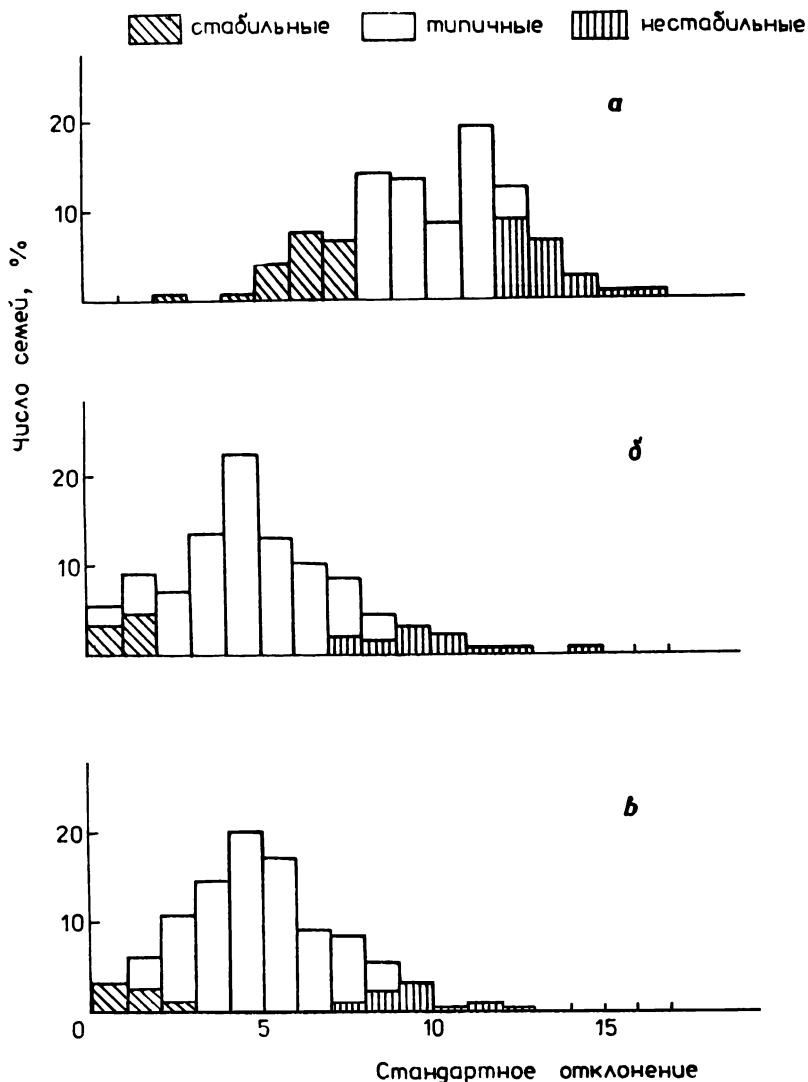


Рис. 2. Распределение стандартных отклонений между средними каждой семьи на разных средах для семей F_1 от самок из природной популяции (*a*) и для семей F_1 от самок из ящичных популяций через 4,5 (*б*) и 13,5 (*в*) месяца со дня основания популяций. Пояснения в тексте.

между собой по этому показателю. Значимыми оказались колебания стандартного отклонения во времени и взаимодействие тип популяции—время анализа. По-видимому, основные изменения в характере распределения норм реагирования семей в популяциях произошли еще до первого тестирования.

На рис. 2 показаны распределения, полученные при первом (*б*) и последнем (*в*) тестировании. Так как между популяциями разного типа существенных различий по величине среднего стандартного отклонения выявлено не было, то в каждом случае распределение строили, объединяя данные для восьми популяций. Семьи стабильного и нестабильного типов, выявленные при анализе каждой из восьми популяций, соответственно группировали. Очевидно, что распределения, полученные

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа стандартных отклонений средних на разных средах в популяциях разного типа

Источник вариации	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Средний квадрат	F	P
Тип популяции	3	3,816	1,272	1,026	>0,1
Время	3	13,997	4,666	11,487	<0,001
Взаимодействие тип популяции— время	9	11,163	1,240	3,054	<0,05
Ошибка	16	6,499	0,406		

при анализе экспериментальных популяций в начале и в конце опытов, внешне очень похожи, хотя между ними 9 месяцев, т. е., как минимум, жизнь 12 поколений дрозофилы в ящичных популяциях (Merrell, 1953; Grydenberg, 1964). Оба распределения резко сдвинуты влево относительно исходного, полученного при анализе природной популяции. В целом можно говорить о сужении нормы реакции длины крыла в лабораторных популяциях дрозофилы.

Все сказанное позволяет предположить, что разнообразие типов реагирования особей в популяциях формируется, как правило, в процессе рекомбинации, как возникновение определенных сочетаний генов, хотя ранее полученные результаты (Якобсон, Готов, 1994) свидетельствуют, что дифференциация семей по типу нормы реакции связана, по крайней мере частично, с отбором определенных аллелей. Выделенные из природной популяции группы семей с разным типом нормы реакции длины крыла в лабораторных условиях попали под действие иных, чем в природе, векторов отбора, что привело к разрушению ранее сложившихся генных комплексов и формированию новых. Фенотипически это выразилось в сдвиге распределения норм реагирования генотипов в популяции и изменении эколого-генетической структуры изменчивости изучаемого признака. Определяющим фактором при этом в нашем эксперименте стали не заданные стартовые различия между популяциями, а лабораторные условия, в которых популяции находились в течение эксперимента.

При анализе полученных нами результатов вновь возникает вопрос о том, насколько сопоставимо давление естественного отбора в природных популяциях и при лабораторном разведении мух. Есть данные, что в последнем случае в популяциях происходят значительные изменения, которые нельзя полностью объяснить эффектом инбридинга или случайным дрейфом генов. Это касается как уровня изменчивости морфометрических признаков (Имашева и др., 1986), так и общей приспособленности популяций (Glotov, 1992). Ряд экспериментов показывает, что при лабораторном разведении не просто утрачивается часть генетической изменчивости, характерной для природной популяции (Lopez-Fanjul, Hill, 1973), но преобразуется генофонд популяции в связи с изменением вектора отбора и различиями в структуре приспособленности лабораторных и природных популяций (Креславский, Дервиз, 1987). Все это может оказаться принципиально важным при интерпретации результатов, полученных в лаборатории, на процессы, происходящие в природе. Поэтому необходим специальный анализ этой проблемы.

Авторы выражают признательность профессору Рейну Тейнбергу за постоянное внимание и содействие при выполнении настоящей работы, М. Рахману за помощь при статистической обработке материала и О. Мержиной, принимавшей участие в проведении экспериментов.

Настоящая работа выполнена при частичном финансировании Российской ГНТП «Приоритетные направления генетики».

ЛИТЕРАТУРА

- Глотов Н. В. 1983. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки. — *Экология*, 1, 3—10.
- Глотов Н. В., Тараканов В. В. 1985. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип—среда в природной популяции. — *Ж. общ. биол.*, 46, 6, 760—770.
- Джонсон Н., Лион Ф. 1981. Статистика и планирование эксперимента в технике и науке. Методы планирования эксперимента. Наука, Москва.
- Имашева А. Г., Холоденко Д. Б., Животовский Л. А. 1986. Уменьшение изменчивости по признакам крыла в лабораторной популяции *Drosophila melanogaster*. — *Генетика*, 22, 9, 2291—2293.
- Креславский А. Г., Дервиз Н. В. 1987. Экологические основы поддержания изменчивости по числу стерноплевральных щетинок в популяциях *Drosophila melanogaster*. — *Зоол. ж.*, 66, 5, 724—734.
- Снедекор Д. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Сельхозиздат, Москва.
- Якобсон И. 1989. Изменчивость количественных признаков у самок и самцов *Drosophila melanogaster* при анализе семей в контрастных экологических условиях. — *Изв. АН Эстонии. Биол.*, 38, 4, 249—255.
- Якобсон И. В., Глотов Н. В. 1989. Влияние экологических последствий и микрофлуктуаций среды на структуру изменчивости количественных признаков у дрозофилы. — *Генетика*, 25, 7, 1218—1222.
- Якобсон И., Глотов Н. В. 1994. Экспериментальные популяции дрозофилы, заложенные от мух с разной нормой реакции генотипа. — *Изв. АН Эстонии. Биол.*, 43, 3, 119—128.
- Glotov, N. V. 1992. Analysis of the geno—type—environment interaction in natural populations. — *Acta Zool. Fennica*, 191, 47—55.
- Gupta, A. P., Lewontin, R. C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. — *Evolution*, 36, 934—948.
- Frydenberg, O. 1964. Populations studies of a lethal mutant in *Drosophila melanogaster*. 2. Behavior in populations with overlapping generations. — *Hereditas*, 51, 1, 31—66.
- Lopez-Fanjul, C., Hill, W. G. 1973. Genetic differences between populations of *Drosophila melanogaster* for quantitative trait. 2. Wild and laboratory populations. — *Genet. Res.*, 22, 1, 69—79.
- Merrell, D. J. 1953. Selective mating as a cause of gene frequency changes in laboratory populations of *Drosophila melanogaster*. — *Evolution*, 7, 287—296.

**ÖKOLOGILIS-GENEETILISE MUUTLIKKUSE STRUKTUUR
ERINEVA REAKTSIOONINORMIGA *DROSOPHILA*
KATSEPOPULATSIOONIDES**

Irena JAKOBSON, Nikolai GLOTOV

Populatsioonikastidesse paigutati F_1 perekondade rühmad, kes olid tiiva pikkuse osas erineva reaktsiooninormiga ja saadud looduslike populatsioonide emastelt, keda testiti kontrastsetes ökoloogilistes tingimustes. Loodi neli populatsioonitüüpi: stabiilne, tüüpiline, ebastabiilne ja kontrollreaktsiooninormiga. Viimast tüüpi perekondi võeti samas proportsioonis kui looduses.

Ökoloogilis-geneetilise muutlikkuse struktuuri analüüs stardirühmades ja kastipopulatsioonides näitas, et populatsioonide erinevused stardimomendil ei avaldunud esimesel testimisel. Kõikides tehispopulatsioonides formeerus ühesugune muutlikkuse struktuur, mis oluliselt erineb loodusliku populatsiooni omast. Perekondade jaotus tiiva pikkuse reaktsiooninormi ulatuselt oli katsepopulatsioonides ühetaoline, ei sõltunud alustaja-perekonna reaktsiooninormi tüübist ja erines loodusliku lähtepopulatsiooni omast.

**STRUCTURE OF THE GENETIC-ECOLOGICAL VARIATION IN
EXPERIMENTAL *DROSOPHILA* POPULATIONS OF DIFFERENT
REACTION NORMS**

Irena JAKOBSON and Nikolai GLOTOV

Wing length variation was studied in a *Drosophila melanogaster* laboratory population consisting of flies (F_1 from inseminated females taken from nature) of different reaction norms. The type of reaction norm was estimated under contrasting ecological conditions. Populations were studied as the following groups: stable, typical, unstable, and control.

The structure of genetic-ecological variation was similar in different experimental populations, while starting groups of founder families had different structures of genetic-ecological variation. The distribution of families according to the reaction norm of wing length was even, and this was independent of the type of the reaction norm of the founder family. The distribution of the reaction norm of the natural population was different.